LE BOTANISTE

Fondé par P.-A. DANGEARD

Directeur : Pierre DANGEARD

CORRESPONDANT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

SÉRIE XXXV

Fascicules I-VI

1951

SOMMAIRE

Direction : 20, cours Pasteur, Bordeaux

Chèque postal : 131.842 Bordeaux

Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

Le *Botaniste* est une publication qui paraît à des intervalles variables. En principe, chaque série se compose de 6 fascicules et constitue un volume renfermant des mémoires originaux accompagnés de figures dans le texte et de planches.

Le prix de chaque série ou volume est fixé au moment de sa publication.

Le prix de l'abonnement n'est pas exigé d'avance, mais il est recommandé aux abonnés d'acquitter aussitôt que possible après livraison le prix du volume distribué en utilisant une formule de chèque postal. Pour l'étranger, nous recommandons l'emploi du mandat ou du chèque bancaire payable en France.

Le règlement direct nous évite des frais supplémentaires.

Des mémoires en double ou triple exemplaires sur papier libre seront envoyés aux administrations qui l'exigeront.

Toute la correspondance concernant les abonnements doit être adressée à la Direction, 20, cours Pasteur, à Bordeaux. Il en est de même pour tout ce qui a trait à la rédaction. Les auteurs de manuscrits doivent les remettre autant que possible dactylographiés et définitifs. Les figures et planches hors-texte sont, en principe, à la charge des auteurs. Il n'est pas fourni de tirés à part gratuits, mais les auteurs peuvent s'en procurer, sur leur demande, au prix coûtant.

Les demandes de collections complètes ou de volumes séparés des séries déjà parues peuvent être adressées à la Librairie Klincksieck, 11, rue de Lille, Paris (VIIe) ou à la Faculté des Sciences, 20, cours Pasteur, à Bordeaux.

LE BOTANISTE

—

Série **XXXV**

—

1951

Sur un genre nouveau de Rhodomélacées à organisation dorsiventrale (*DASYTHAMNION* nov. gen.)

par Pierre DANGEARD

Nous avons récolté à Dakar autrefois une petite Floridée rampante qui a le port d'un *Herposiphonia* ou mieux encore d'un *Stichothamnion*, genre de Rhodomélacées particulier aux îles Canaries. En raison des rapports qui nous ont paru assez étroits tout d'abord entre notre algue et le genre *Stichothamnion* nous commencerons par résumer les principaux caractères de l'algue des Canaries.

Le genre *Stichothamnion* avec une seule espèce le *S. cymatophilum* a été décrit (p. 119 et seq.) par Börgesen dans son Mémoire sur les algues marines des îles Canaries. Il semble que ce genre soit propre aux îles Fortunées et qu'il n'ait pas été trouvé autre part. Aussi J. Feldmann le cite-t-il parmi les endémiques de ces îles. On peut même le considérer comme un palæoendémique, n'ayant pas d'affinité avec les autres Rhodomélacées, car ses caractères le mettent à part des genres les plus voisins comme les *Herposiphonia*, *Ctenosiphonia*, *Ophidocladus*, *Lophosiphonia*.

Le *Stichothamnion cymatophilum* possède une tige rampante susceptible de se ramifier (rhizome), fixée au support par des rhizoïdes nombreux et dont le sommet demeure horizontal, non recourbé en crosse comme chez les *Herposiphonia*. Cette tige cylindrique, non cortiquée, comporte un axe central entouré de 7 à 9 siphons externes. Elle s'accroît par une cellule initiale dont la division engendre les ramifications du rhizome. Des rameaux dressés verticalement, d'accroissement limité et d'origine endogène, se développent en une

rangée unique à la partie dorsale du rhizome et des trichoblastes très allongés et monosiphonés sont formés à l'extrémité de ces rameaux. Dans la plante à tétrasporanges ceux-ci se développent en une seule rangée dans des rameaux peu modifiés. Des spermatanges cylindriques et brièvement pédicellés résultent de la transformation des trichoblastes dans la plante mâle. Les cystocarpes, urcéolés, possèdent un col bien marqué.

Les caractères les plus remarquables du genre *Stichothamnion* consistent dans ses rameaux endogènes, ses trichoblastes monosiphonés, tandis qu'en général ils sont polysiphonés chez les Rhodomélacées. Le nombre de siphons beaucoup plus faible et l'existence de tétrasporanges en une seule rangée l'éloignent en particulier des *Ctenosiphonia*.

L'algue de Dakar que nous décrivons maintenant et qui se rapproche par certains côtés du genre *Stichothamnion* de Börgesen a été récoltée à la pointe des Almadies où elle formait une croûte étendue et de couleur brune sur les rochers à basse mer. Cette croûte, épaisse d'environ un millimètre, se détache facilement du support et elle apparaît composée d'une tige rampante très ramifiée pourvue de rhizoïdes unicellulaires nombreux à sa face ventrale et qui la fixent au rocher. La tige rampante ou rhizome s'accroît par ses extrémités où siège une cellule initiale et qui sont susceptibles de se ramifier dans un plan horizontal. Les extrémités de la tige rampante restent à direction horizontale et ne sont pas recourbées en crosse comme chez les *Herposiphonia*. La tige rampante, cylindrique et non cortiquée, épaisse de 60 μ en moyenne, comporte 7 à 8 siphons disposés autour de l'axe central. Les rhizoïdes unicellulaires, à membrane très épaisse, sont disposés en une rangée à la partie inférieure du rhizome ; il en existe en principe un par article, mais il arrive aussi que certains articles n'en forment point, ce qui donne lieu à des groupes de rhizoïdes séparés par des intervalles plus ou moins considérables ; les rhizoïdes atteignent environ 100 μ de longueur et ils se terminent par une extrémité élargie fermement adhérente au support (fig. A, Pl. I).

Le thalle rampant à croissance indéfinie développe à sa partie supérieure des rameaux dressés cylindriques plus ou moins ramifiés, ayant le même aspect et la même structure

que lui, mais à direction verticale et à croissance limitée. Certains de ces rameaux prennent naissance comme des branches du rhizome par division dans un plan horizontal de l'initiale qui siège au sommet : alors que l'une des branches continue la direction du rhizome, l'autre se redresse et se développe en un rameau à croissance limitée ; ce mode de croissance du rhizome est donc sympodique et les rameaux dressés formés comme nous venons de l'indiquer ont une origine exogène. Ces rameaux, d'autre part, ne sont pas les seuls car, de très bonne heure, se développent des rameaux intercalaires, nés sur la région médio-dorsale du rhizome, ou légèrement en dehors, et qui ont une origine différente. Ces rameaux dressés intercalaires prennent naissance, en effet, en profondeur à la suite d'une division d'une cellule du siphon central : il s'agit donc d'une origine endogène.

Lorsqu'on examine la région médio-dorsale du thalle rampant au voisinage d'une extrémité en voie de croissance on note la présence de rameaux dressés encore jeunes dont la cellule initiale fait à peine saillie à la surface du rhizome dans l'intervalle entre deux cellules péricentrales (fig. F, Pl. I). C'est le cloisonnement oblique de l'extrémité d'une cellule centrale qui engendre cette initiale et le fonctionnement de celle-ci donne un rameau constitué par une file de cellules centrales entourées de 7 cellules péricentrales. Ces rameaux s'accroissent rapidement en se dirigeant du côté dorsal où ils viennent prendre place au voisinage et dans l'intervalle entre les rameaux de même nature ayant une origine oxogène. Il y a donc en définitive deux sortes de rameaux dressés à croissance limitée : ceux qui naissent de la division du sommet apical du rhizome et ceux qui viennent s'intercaler entre les précédents et tirent leur origine d'une cellule profonde. Lorsqu'ils sont jeunes ces rameaux sont courbés vers la partie antérieure du rhizome, mais plus tard, ils se redressent verticalement.

Au début, il est facile de distinguer les rameaux dressés d'origine exogène de ceux qui prennent naissance dans les intervalles et qui ont une origine endogène, car ces derniers sont tout d'abord bien moins développés comparativement aux précédents. Cette différence s'atténue dans la suite et surtout dans les parties âgées du rhizome où l'origine des rameaux dressés

ne peut plus être reconnue avec certitude. Toutefois la production de branches intercalaires ne se limite pas aux extrémités en voie de croissance, mais elle se continue dans les intervalles disponibles entre les branches déjà formées. Il en résulte que, sur le thalle rampant âgé, les rameaux dressés sont très proches les uns des autres parce que de jeunes rameaux intercalaires sont venus combler les intervalles entre les premiers formés. Ces rameaux dressés dont les bases sont devenues très proches finissent par former en raison de leur grand nombre sur un même stolon et sur des stolons voisins une sorte de thalle crustacé dont les éléments rapprochés peuvent être séparés assez facilement les uns des autres.

Les rameaux dressés, quelle que soit leur origine, possèdent à l'état jeune une cellule initiale bien visible à leur sommet. Par division de cette cellule peuvent se former trois ou quatre branches et l'ensemble du rameau ainsi ramifié peut atteindre 1 mm ou un peu plus de hauteur (fig. A, B, Pl. I). Près du sommet se développent des poils cylindriques monosiphonés, non ramifiés, formés d'une seule file de cellules allongées (60-100 μ de longueur sur 8 à 10 μ de large).

Dans la plante à tétrasporanges, ceux-ci se développent dans les extrémités de rameaux dressés peu modifiés où ils constituent une seule rangée (fig. G, Pl. I) ; leur formation débute par la division des cellules centrales du rameau en deux cellules superposées dont l'inférieure demeure stérile, tandis que l'autre devient la cellule-mère du tétrasporange. De ceci résulte que les tétrasporanges se trouvent séparés chacun les uns des autres par une cellule stérile aplatie (fig. G) en forme de disque. Une fois constitué un tétrasporange atteint environ 30 μ de diamètre.

Dans la plante mâle des spermatanges se développent au sommet des rameaux à la manière de trichoblastes ; ils sont cylindriques allongés, de 60 μ de longueur environ et brièvement pédicellés (fig. E).

Dans la plante femelle des cystocarpes se développent à la partie terminale des rameaux dressés. Ils sont ovoïdes ayant 300 μ de longueur sur 200 μ de largeur en moyenne. Leur sommet est atténué, mais non différencié en un col bien marqué (fig. D).

Les caractères de l'algue de Dakar que nous venons d'énumérer se rapprochent beaucoup, par certains côtés, de la description du *Stichothamnion cymatophilum* des Canaries; par ailleurs des différences importantes apparaissent qui conduisent à considérer cette algue comme le type d'un genre nouveau et bien caractérisé.

Les principaux points de ressemblance avec le genre *Stichothamnion* se trouvent dans l'organisation dorsi-ventrale avec une distinction nette entre thalle rampant horizontal et branches dressées à croissance limitée et à direction verticale; la structure des trichoblastes qui paraît identique; il y a également concordance pour la disposition des tétrasporanges, des cystocarpes et des spermatanges ; le nombre des siphons est sensiblement le même dans les deux cas.

Les différences consistent principalement pour l'algue de Dakar dans l'existence d'une double origine des rameaux dressés, ou rameaux courts, et dans le développement très important des rameaux intercalaires nés d'une matière endogène et qui ne sont pas disposés sur un seul rang, mais assez irrégulièrement à la partie dorsale des tiges rampantes. Ces rameaux à développement limité ne dépassent guère 1 mm. de hauteur contre 4 mm. dans le *S. cymatophilum*; leur forme est sensiblement cylindrique et non en fuseau dans la plante stérile comme il est figuré pour l'algue des Canaries. En outre, les cystocarpes sont pourvus d'un col assez marqué. Dans la formation des tétrasporanges nous avons observé que la cellule-mère des tétraspores détache au-dessous, d'elle une cellule-stérile en forme de disque, alors que rien de tel n'est signalé dans la description du *S. cymatophilum*.

Si nous comparons maintenant l'algue de Dakar aux autres genres de Rhodomélacées, nous voyons que l'organisation générale du thalle avec sa partie rampante et sa partie dressée rappelle les Herposiphoniées, mais, dans ce groupe, toutes les branches sont d'origine exogène. Dans les genres *Ophidocladus* et *Lophosiphonia* toutes les branches sont d'origine endogène et chez les *Lophosiphonia* il n'existe pas une démarcation nette entre branches courtes et longues. Cependant une algue rapportée avec doute au genre *Lophosiphonia*, le *Lophosiphonia* (?) *Calothrix* (Harv.) de Toni figuré par Kützing (*Tab.*, vol. 14, t. 38) semble avoir quelques rapports avec

notre algue en raison de son port qui rappelle celui d'un *Calothrix*.

Les genres *Ophidocladus* et *Ctenosiphonia* se distinguent en outre par la présence de stichidies à deux rangées de tétrasporanges.

Au sujet de l'origine des rameaux, celle-ci peut être également de deux sortes dansla tribu des Polyzoniées où certaines branches peuventse former suivant le mode exogène etd'autres suivant le mode endogène. Mais les Polyzoniées ont une ramification latérale qui donne alternativement deux sortes de rameaux, courts ou longs. Des rameaux longs supplémentaires à croissance indéfinie peuvent se former d'une manière endogène et plus tardivement. Il n'y a rien là de comparable au mode de ramification de notre algue de Dakar. Celle-ci semble donc avoir un type de ramification bien caractérisé et qui la met à part des autres genres de Rhodomélacées à organisation dorsiventrale. En outre, par suite d'une formation abondante de rameaux intercalaires, les branches dressées à développement limité sont très nombreuses et très rapprochées les unes des autres ; en même temps la ramification répétée du thalle rampant conduit à l'établissement de véritables tapis constitués par cette algue qui recouvre les rochers d'une croûte continue atteignant environ 1 mm. d'épaisseur. La densité de la ramification conduit donc à la formation d'un véritable thalle crustacé.

Dasythamnion *crustaceum* nov. g., nov. sp.

Frons repens, teres, ecorticata, surculis horizontalibus incremento infinito et ramulis ascendentibus incremento definito composita. Surculus rhizoideis uniseriatis adfixus, subdichotome ramosus, ramis exogenis. Ramuli erecti plus minusve subdichotome divisi, in superiori parte trichoblastos simplices gerentes, duplici generis : alii exogeni, sicut rami ex divisione cellularum apicalium orti, alii endogeni e dorsali regione surculorum nascentes, inter ceteris sine ordine mixtis. Tetrasporangia in superiore parte ramulorum secus seriëm singulam evoluta. Cystocarpia globosa, urceolata, ostiolo apicali protracto angusto instructa, ad apices ramulorum disposita. Spermatangia subcylindracea ad apices ramulorum numerosa, ex trichoblastis muta-

tis, formata. Generibus Herposiphonia et Stichothamnion proxime accedit. A primo differt apicibus non involutis et duobus duplici genere ramulorum.

Ad saxa crustas formans prope Dakar
Mense julio fertilis.

BIBLIOGRAPHIE

Börgesen (F.). — Marine algae from the Canary Islands. III. Rhodophyceae, Part III. Ceramiales, p. 119.

Falkenberg (P.). — Rhodomelaceen des golfes von Neapel, 1901.

PLANCHE I

DASYTHAMNION *crustaceum* nov. g., nov. sp.

A. — Extrémité d'une branche du rhizome fixée à sa partie inférieure par des rhizoïdes (*r*) et montrant le mode de formation des rameaux dressés à croissance limitée dont les uns sont exogènes (I, II, III), les autres endogènes (1, 2, 3, 4, 5) et intercalaires, moins développés que les premiers. Le rhizome est divisé nettement en deux branches horizontales α et β et son sommet apparaît lui-même en état de division × 105.

B. — Extrémité d'un rameau dressé montrant des trichoblastes jeunes × 540.

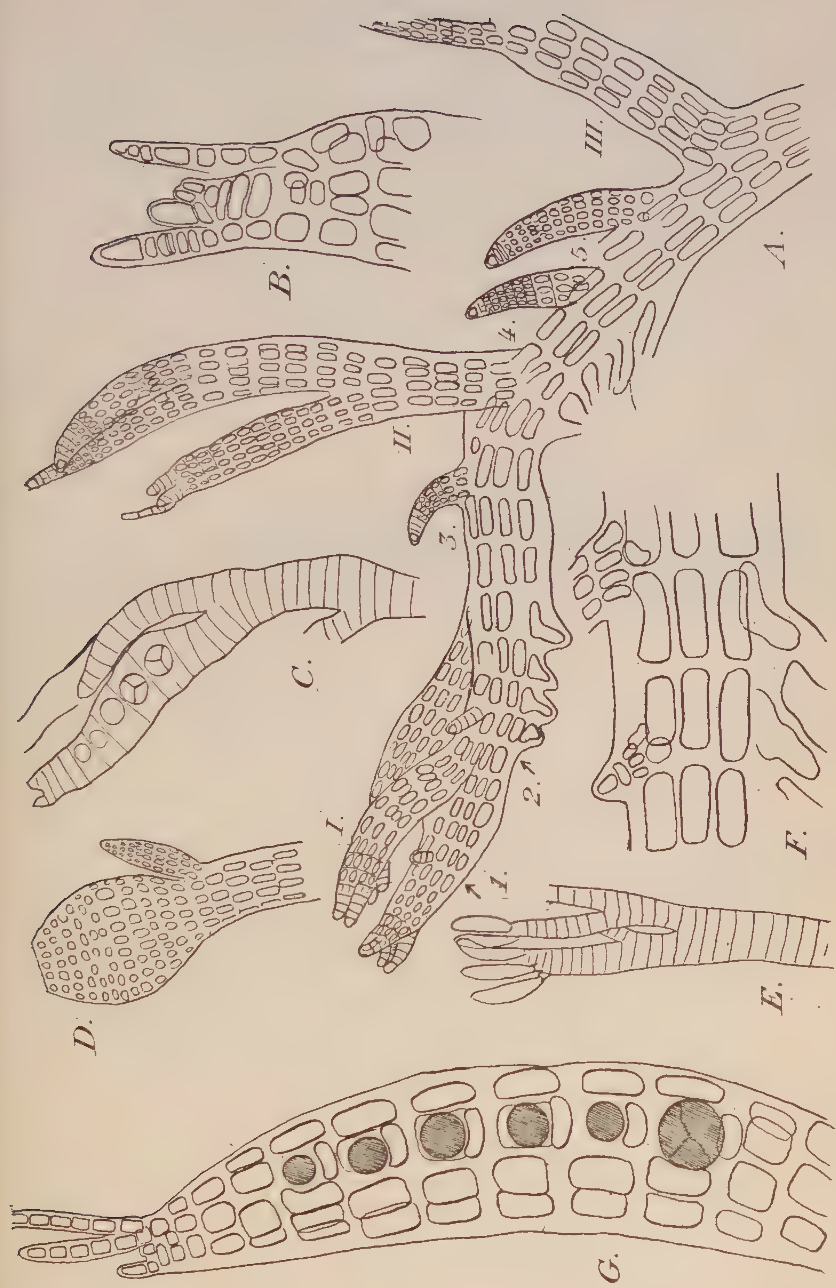
C. — Rameau à tétrasporange × 90.

D. — Cystocarpe × 90.

E. — Rameau porteur de spermatanges × 90.

F. — Portion d'un rhizome montrant l'origine d'un rameau endogène × 270.

G. — Rameau à tétrasporanges × 270.


A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
I.
II.
III.
1.
2.
3.
4.
5.

Deux espèces nouvelles du genre *Chondria* de la région de Dakar

par Pierre DANGEARD

Nous avons récolté à Dakar et dans ses environs deux espèces de *Chondria* qui nous semblent constituer des espèces nouvelles.

Chondria densa sp. nov.

L'une de ces espèces est particulièrement abondante à Dakar où elle forme des touffes ou plutôt des coussinets parfois très étendus constitués par des filaments dressés développés sur des stolons rampants, compacts, ramifiés, à peu près tous de même hauteur, associés d'une manière dense et difficilement séparables ; la hauteur de ces coussinets atteint en moyenne 2 ou 3 cm. Ce mode de végétation distingue ce *Chondria* des autres espèces du genre qui croissent en exemplaires isolés ou en touffes limitées et qui se ramifient en arbuscules.

Les filaments qui composent les touffes sont cylindriques et relativement minces ; leur épaisseur est en moyenne de 300 à 400 µ et ils sont surtout ramifiés dans leur partie supérieure avec des rameaux souvent opposés ou verticillés qui portent eux-mêmes des ramules de deuxième ordre très courts et tronqués au sommet. En raison de la taille croissante des rameaux à partir du sommet la ramification rappelle un corymbe.

Les cellules superficielles du thalle sur les filaments ou sur les rameaux sont relativement petites et peu allongées (25 à 40 µ de large sur 50 à 60 µ de longueur). La coupe d'une branche principale du thalle montre la structure typique du genre *Chondria* (fig. C, Pl. II) : au-dessous d'une ou deux assises de

petites cellules superficielles vient un tissu de grandes cellules dont les plus internes, au nombre de 6, entourent un siphon central. Le point de végétation des rameaux et des branches se trouve enfoncé dans une sorte de coupe comme c'est la règle dans la section *Cœlochondria*.

Cette algue est très généralement stérile, cependant, après avoir examiné un grand nombre d'exemplaires nous en avons trouvé quelques-uns qui portaient des tétrasporanges : ceux-ci sont développés vers l'extrémité de ramules non modifiés ; le diamètre des tétrasporanges est de 50 à 55 µ environ.

Ce *Chondria* se distingue des autres espèces du genre par sa petite taille, son thalle en coussinets compacts formés par des filaments dressés et ramifiés partant de stolons rampants, groupés côte à côte, se terminant au même niveau et plus ou moins intriqués entre eux, la minceur de ses filaments et leur ramification corymbiforme. Il appartient à la section des *Cœlochondria*. Nous le désignerons sous le nom de *Chondria densa* sp. nov. En voici la diagnose latine.

Thallus pulvinatus, filiformis, teretiusculus, ad saxa caulis repentibus et rhizoideis adfixus, filamentis erectis teretibus, 300-400 µ crassis, ramis sub-oppositis aut sub-verticillatis, in superiore parte praecipue evolutis, corymbosis instar, ramulis brevis, truncatis aut clavatis. Tetrasporangiis in ramulis haud mutatis 50-55 µ latis. Cystocarpia ignota. Habitat ad saxa prope Dakar.

Chondria Bernardi sp. nov.

La deuxième espèce a été récoltée à M'Bour près de Rufisque ; elle montrait sur le vivant une belle iridescence bleue Bien différente de la précédente par son port et par la grosseur de ses filaments, elle rappelle un peu le *Ch. dasyphylla*. Elle forme des touffes fixées par des rhizoïdes développés sur des stolons rampants. Les branches cylindriques dressées, qui atteignent 5 à 6 cm. de hauteur, sont ramifiées surtout à la partie supérieure et portent des rameaux alternes, atténués à la base et au sommet dont les ramules, eux-mêmes alternes ou irrégulièrement disposés, ont la même forme générale ; des ramules de dernier ordre en forme d'épines ou de massues peuvent être présents mais, le plus souvent, ils sont

remplacés, sur la plante fertile femelle, par des cystocarpes pédicellés.

Les branches principales du thalle atteignent 6 à 700 μ de diamètre et les cellules superficielles du cortex sont nettement allongées suivant l'axe de la fronde et 3 ou 4 fois plus longues que larges ; leurs dimensions atteignent 15 à 25 μ de large sur 60-100 μ de longueur. La coupe d'une branche principale montre nettement un siphon central entouré de 5 grandes cellules péricentrales ; puis viennent des cellules de taille plus réduite et finalement les cellules corticales externes qui forment une assise régulière (fig. F).

Nous avons observé des pieds mâles et des pieds femelles.

Les spermatanges, en forme d'écailles, son groupés au sommet de ramules claviformes et apparemment sessiles ce sont de petites lames contournées et gaufrées limitées par une bordure de cellules stériles plus grandes, d'un brun foncé, ayant 12 à 15 μ de diamètre.

Les cystocarpes, dans la plante femelle, sont développés au-dessous du sommet et à la partie ventrale de petits ramules avortés de telle sorte que le sommet du ramule se manifeste à la manière d'une épine ou d'un éperon sur la face dorsale du cystocarpe (fig. G). Les cystocarpes sont globuleux, en forme d'urnes, s'ouvrant par une large ouverture avec une largeur de 5 à 600 μ ; ils sont nettement, mais brièvement pédicellés.

Autant qu'il soit possible de se rendre compte sur des échantillons qui étaient tous abondamment fructifiés, le point de végétation n'est pas logé dans une dépression en forme de cratère du sommet apical. Ce *Chondria* appartient donc à la section *Euchondria*.

Le caractère le plus marquant du *Chondria Bernardi* est la présence d'un prolongement épineux, généralement bien marqué, sur la paroi dorsale des cystocarpes. Cette disposition correspond à l'extrémité du ramule court sur lequel s'est développé le cystocarpe. Alors que dans la plupart des espèces de *Chondria* les cystocarpes se forment au sommet de ramules dont ils prennent la place après qu'ils sont développés, dans certaines autres espèces les cystocarpes, une fois formés, sont pourvus d'un « éperon » qui correspond au sommet rejeté latéralement du ramule fructifère ; c'est le cas du

Ch. succulenta (J. Ag.) Falkenb., espèce australienne au sujet de laquelle de Toni écrit : *apice ramelli fructiferi pedicellum formantis calcaris ad instar cystocarpio adnato.* Or ce *Ch. succulenta* correspond, d'après de Toni, aux exemplaires n°s 157 et 158 des *Algae austral. exsicc.* d'Harvey qui le nommait *Ch. dasyphylla* var. *sedifolia.*

En examinant le N° 158 de l'exsicc. d'Harvey on reconnaît facilement, en effet, le caractère des cystocarpes de porter dorsalement une épine plus ou moins marquée. Mais le *Ch. succulenta*, espèce australienne de grande taille, diffère par ailleurs nettement du *Chondria* de M' Bour par son port, la grosseur de ses cystocarpes nettement pédicellés et leur forme en urne caractéristique. En outre, d'après les auteurs, il appartiendrait à la section *Cœlochondria.*

Nous avons eu connaissance de l'existence d'un autre *Chondria* dont les cystocarpes seraient caractérisés également par la présence d'un aiguillon dorsal comme chez le *Ch. succulenta* et le *Chondria* du Sénégal que nous venons de décrire.

Dans le mémoire du regretté algologue H. Kylin sur les Rhodophycées californiennes se trouve figuré le *Chondria decipiens* n. sp. qui est plus grand et plus robuste que le *Ch. Bernardi*, mais dont le port est analogue. G. M. Smith qui cite le *Ch. decipiens* Kylin dans son vaste ouvrage sur les algues de la péninsule de Monterey (1945) figure, chez cette espèce, des cystocarpes avec un court prolongement à la base et du côté adaxial. Cette algue serait synonyme de *Ch. purpurea* var. Farlow (Alg. exsicc. Bor. Amer., N° 57). Notre algue africaine se rapproche donc, par le caractère de ses cystocarpes, de l'algue californienne désignée sous le nom de *Ch. decipiens* Kylin.

Nous terminons en donnant la diagnose suivante du *Ch. Bernardi* sp. nov.

Thallus 5-6 cm. altus, cylindraceus, pyramidatim ramosus ex stolonis decumbentibus rhizoideis adfixis et caulis erectis compositus ; ramis alternis aut irregulariter dispositis, basi et apice attenuatis ; in superiore parte magis evolutis, ramulis clavatis aut in cystocarpiis mutatis. Cystocarpia, 4-600 μ, *globosa, orificio sat lato, apice ramelli fructiferi pedicellum formantis, calcaris ad instar cystocarpio adnato ; spermatangiophora circa*

apices ramulorum orta, sessilia, orbiculata, complanata, usque ad 250 μ diam., cellulis marginalibus sterilibus, rotundatis 15-20 μ diam. cincta ; Tetrasporangia ignota. Habitat ad saxa, prope M'Bour (Senegambia).

BIBLIOGRAPHIE

FALKENBERG (P.). — Rhodomelaceen des Golfes von Neapel, 1901.

KYLIN (H.). — Californische Rhodophyceen. Lunds Univ. Arskr, 1941, 37, 1-51.

SMITH (G. M.). — Marine algae of the Monterey Peninsula, 1-622, 1944.

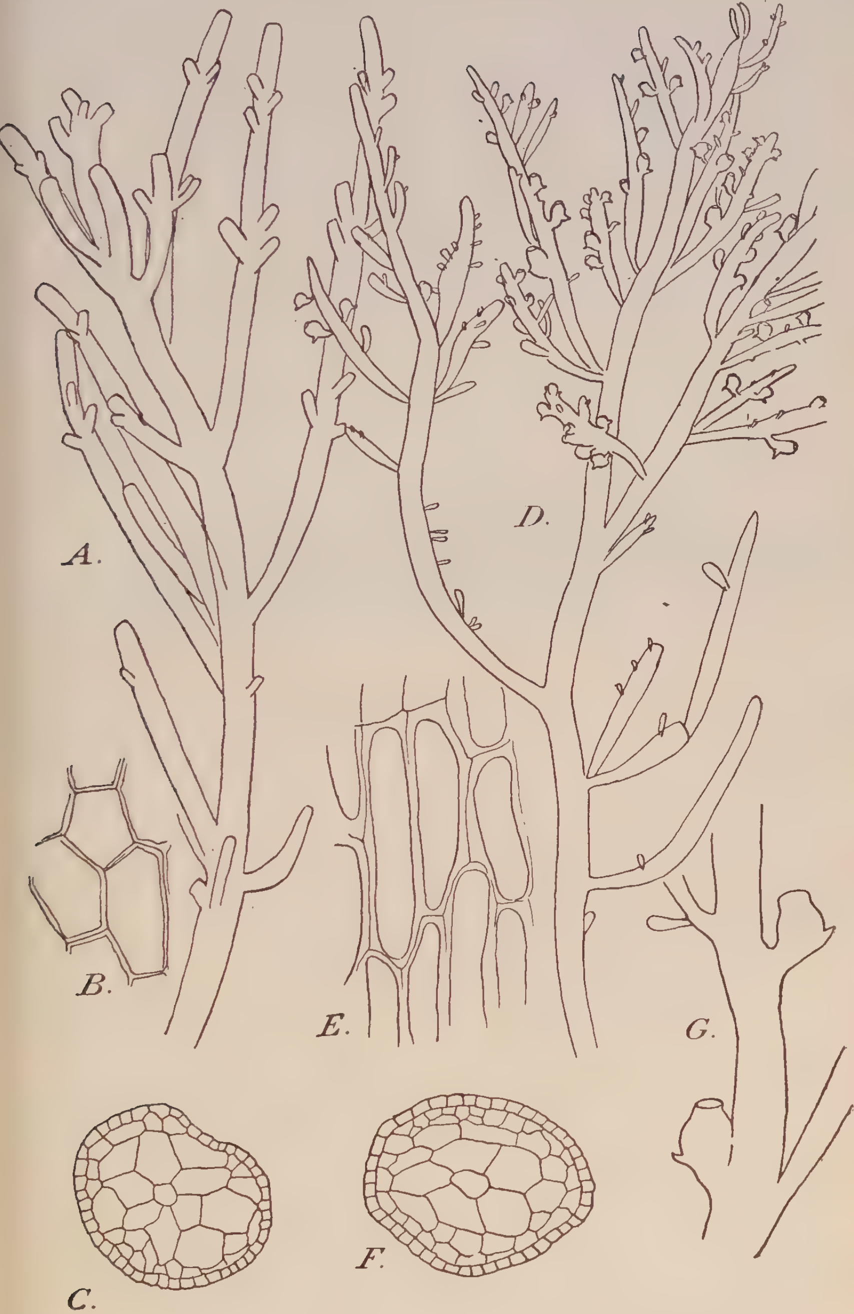
TAYLOR (W. R.). — Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos islands. 1945, p. 293.

PLANCHE II

A. — Branche dressée de *Chondria densa* sp. nov. × 11. — B. Cellules superficielles d'une branche × 270. — C. Coupe transversale d'une branche × 90.

D. — Branche dressée de *Chondria Bernardi* sp. nov. × 4. — E. Cellules superficielles d'une branche × 270. — F. Coupe transversale d'une branche × 45.

G. — Portion d'une branche avec deux cystocarpes × 11.


A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.

Sur les Gélidiacées de Dakar et de Port-Etienne

par P. DANGEARD

Nous avons eu l'occasion à diverses reprises de récolter des algues marines aux environs de Dakar et quelques-unes également au cours d'une brève escale à Port-Etienne. Nous donnerons aujourd'hui un relevé des espèces de Gélidiacées rencontrées dont certaines sont nouvelles.

Le genre *Gelidiopsis*, reconnaissable à l'absence de cellule initiale unique au sommet des frondes est représenté par le *G. variabilis* (Grev.) Schmitz, recueilli à Yoff près de Dakar. C'est une algue de mers chaudes (Océan indien) qui doit être classée peut-être aujourd'hui dans les Rhodophyllidacées (Börgesen, 1943). A Port-Etienne s'observe le *Gelidiella tenuissima* (Thuret) Feldm. et Ham., très petite Gélidiacée connue en particulier à Biarritz et sur les côtes atlantiques du Maroc.

Parmi les espèces de grande taille le *Pterocladia capillacea* est commun. Cette algue, très répandue, se présente à Dakar sous une forme un peu spéciale, l'axe principal restant nu à la base et se divisant ensuite à l'extrême pour former des boules caractéristiques. Cette disposition semble assez fréquente chez les *Pterocladia* des mers chaudes (f. *densa* des auteurs). Nous n'avons observé aucune des grandes espèces de *Gelidium* qui sont si fréquentes au Maroc, mais un *Gelidium* dont la fronde dressée atteint 2 ou 3 cm. de haut correspond bien au *Gelidium micropterum* Kützing du Cap de Bonne Espérance et de l'Océan indien.

Les *Gelidium* de petite taille sont représentés à Dakar tout d'abord par le *G. pusillum* (Stackh.) Le Jolis (fig. F-1) avec deux variétés: var. *minusculum* Weber van Bosse et var. *conchicola* Picc. et Grün., cette dernière sur des coquilles en particulier sur

des Fissurelles où elle forme un gazon ras et peut présenter des cystocarpes. Le *G. reptans* (Suhr) Kylin dont nous avons signalé récemment la présence au Maroc s'observe également à Port-Etienne et à Dakar. C'est une espèce stolonifère, gazonnante, vivant sur des coquilles, dont les frondes simples ou ramifiées atteignent 7 à 8 mm de hauteur (fig. 5).

Deux espèces enfin de *Gelidium* de ces régions sont nouvelles et bien caractérisées : la première, très commune sur les rochers, forme des tapis étendus au-dessous de la zone à *Caulacanthus ustulatus* (Mert.) Kützing et rappelle un peu le *Gelidium pusillum* var. *pulvinatum*. Les frondes sont intriquées, composées de filaments rampants fixés par des rhizoïdes et de lames foliacées irrégulières de contour général lancéolé, simples ou ramifiées ; les ramifications de la fronde foliacée peuvent être semblables à la fronde principale et stériles, mais ils sont le plus souvent constitués par des rameaux fertiles à tétrasporanges; ceux-ci, qui sont élargis à la base et atténués au sommet ont en général un contour triangulaire ; leur forme est d'ailleurs susceptible de grandes variations. Les rameaux à tétrasporanges se rattachent d'autre part à la fronde par une base rétrécie comparable à un pédicelle : cette disposition est très caractéristique (fig. D, Pl. III).

Ce *Gelidium* est très fertile et il se rencontre le plus souvent avec des tétrasporanges. Dans une récolte différente nous avons observé quelques pieds isolés d'un *Gelidium* pourvu de cystocarpes qui semble bien appartenir à la même espèce (fig. E).

Ce *Gelidium* ressemble un peu par son port au *G. galapagense* décrit par R. Taylor (1945), mais il en diffère par ses ramules à tétrasporanges rétrécis à la base et comme pédicellés.

Gelidium foliosum n. sp. *Pulvinatum, repens, stoloniferum, ad saxa rhizoïdeis conglomeratis adfixum, caule repente, filiforme 100-200 µ lato, ramis foliaceis usque ad 20 mm longis, 1-1, 5 mm latis, inordinate lanceolatis ; tetrasporis in ramulis elongatis, lanceolatis, ad basim latioribus, plerumque distincte pedicellatis ; cystocarpiis globosis 250-300 µ latis.*

L'autre espèce (fig. A, B) se distingue par ses frondes délicates, souples, s'affaissant sur le support et qui portent deux rangées de ramules opposés distiques. Les frondes qui s'élèvent d'un

stolon filiforme rampant et qui atteignent 2 à 3 cm de hauteur sont aplaties avec une largeur de 5 à 600 μ dans la région moyenne et atténuées progressivement au sommet; les ramules opposés sont développés seulement vers le sommet des frondes, atteignant jusqu'à 5 mm de longueur avec une taille qui augmente du sommet à la base, mais les premières pinnules à partir du sommet sont très courtes ou plus ou moins avortées. Ces ramules sont linéaires, aplatis, atténués aux deux extrémités avec une largeur de 2 à 300 μ dans leur partie moyenne. Lorsqu'ils deviennent fertiles ils produisent des tétrasporanges dans une région légèrement renflée, soit dans la partie moyenne soit vers la base de la pinnule. La coupe transversale de la fronde montre la grande rareté des rhizines. Par ce caractère ce *Gelidium* se rapproche du *G. melanoideum.*

Gelidium flaccidum n. sp. *Frons compressa, flaccida, pinnata usque ad 3 cm alta, attenuata, 500-600 μ lata ; pinnae, parte superiore frondis ortae, usque, ad 5 mm longae, 200-300 μ latae basi et apice attenuatae; tetrasporongia in basi aut media parte pinnarum inflata disposita.*

Sur le *Gel. foliosum*, particulièrement sur les stolons, se trouvaient de petites tumeurs d'un parasite du genre *Gelidocolax.*

BIBLIOGRAPHIE

Börgesen, F. — Some marine Algae from Mauritius, **III**, 1943.

Dangeard (P.). — Les algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Le Botaniste*, 1949, **34**, 141-152.

Feldmann (J.) et Hamel (G.). — Gélidiales. *Rev. algol.*, 1936, **II**, 209-264.

Taylor (W. R.). — Pacific marine algae of the Allan Hancock expeditions to the Galapagos Islands. Los Angeles, 1945.

NOTE AJOUTÉE PENDANT L'IMPRESSION

Il existe d'autres *Gelidium* dans la région de Dakar que ceux mentionnés dans cette note préliminaire : en particulier le *G. crinale* et sans doute le *G. pulchellum* ; un *Gelidium* d'assez grande taille et commun n'a pas été déterminé jusqu'ici ; enfin. M. Sourie, Professeur agrégé au lycée de Dakar, nous a montré des échantillons de *G. sesquipedale* qu'il avait récoltés au Cap Blanc près de Port-Etienne.

PLANCHE III

A. — *Gelidium flaccidum* sp. nov. × 3,5. — B. Branche fertile du même avec ramules à tétrasporanges × 11. — C. Coupe transversale du thalle × 270.

D. — *Gelidium foliosum* sp. nov., pied à tétrasporanges × 6. — E. Branche avec cystocarpes × 11. — F, G. *Gelidium pusillum* var. *conchicola* deux pieds avec tétrasporanges × 11. — H, I. Deux pieds avec cystocarpes × 11.

J. — *Gelidium reptans* Kylin avec tétrasporanges × 6,5.


E.
D.
B.
A.
F.
G.
H.
I.
C.
J.

Sur une espèce d'*Ulva* de nos côtes atlantiques (*U. olivacea* n. sp.)

par P. DANGEARD

Les Ulves sont, comme les Enteromorphes, des algues très polymorphes dont le classement systématique est particulièrement délicat. L'*Ulva* commune de nos côtes, désignée habituellement sous le nom d'*U. Lactuca* L., représente certainement un complexe de variétés et de formes et celles-ci sont en général difficiles à identifier parce qu'elles ne se différencient pas les unes des autres par des caractères d'une netteté suffisante. Cependant on s'accorde pour reconnaître, soit comme espèce, soit comme variété notable, l'*Ulva rigida* Ag. qui d'après AGARDH se distingue de l'*U. lactuca* en particulier par ses cellules allongées en palissade perpendiculairement au plan de la fronde. La fronde de cet *Ulva* est, d'autre part, ferme et résistante, d'un vert foncé, surtout à la base, et d'une épaisseur assez considérable (80-100 μ). L'*Ulva rigida* est considérée comme une espèce distincte par C. SAUVAGEAU (1892), par SETCHELL et GARDNER (1920), par J. FELDMANN (1937) ; il est considéré comme une simple variété de l'*U. lactuca* L. par LE JOLIS (1863), G. HAMEL (1930). L'*Ulva rigida* Ag. comme l'*U. lactuca* L. sont communs sur nos côtes altantiques et en Méditerranée.

Les deux *Ulva* dont nous venons de parler sont représentées elles-mêmes par un certain nombre de formes et de variétés comme la variété *latissima* (L.) D. C., la forme *myriotrema* (Crouan in Desmazières) pour l'*Ulva lactuca* L. ; la forme *densa* (Kjellm.) Feldm. pour l'*Ulva rigida* Ag. Ces formes et ces variétés sont plus ou moins reconnaissables. Il n'en est pas de même, pensons-nous, pour une *Ulva* que nous avons observée récemment à Roscoff et qui nous paraît mériter une mention spéciale en raison de ses caractères distinctifs bien marqués.

Nous désignerons cette *Ulva* sous le nom d'*Ulva olivacea*, la considérant comme une bonne espèce, en raison de sa couleur qui est le plus apparent et le plus remarquable de ses caractères distinctifs. En réalité, c'est en 1930, à Roscoff, que

nous avions déjà remarqué cette Ulve dans un bac de la Station où elle se développait : nous avions alors noté le caractère de la fronde, molle et souple, la taille des cellules nettement plus grandes que sur les *U. lactuca* L. typiques et surtout la coloration plus jaune rappelant un peu celle de certains *Monostroma*. Nous n'avions pas eu l'occasion de poursuivre l'étude de cette forme jusqu'à l'année 1946 où nous avons pu l'étudier plus complètement en diverses stations où elle est assez abondante. Disons tout de suite que l'*U. olivacea* se distingue fort nettement des autres *Ulva* croissant dans son voisinage par sa couleur qui tire sur le jaune ou le brun, donc nettement olivacée ; en outre, elle possède un habitat caractéristique dans les stations à l'abri de la grande lumière ; c'est donc une algue sciaphile et nous ne la connaissons à Roscoff que dans de telles stations où elle est protégée d'une insolation directe.

L'un des points où cet *Ulva* est surtout abondant se trouve à la base de la nouvelle jetée du port, du côté extérieur, où cette haute muraille porte ombre sur les algues qui vivent à son pied ; en outre, c'est souvent dans les anfractuosités de cette jetée qu'il est possible de trouver cet *Ulva* sciaphile. A Per Haridy, de même, c'est à l'abri des gros blocs de rochers, ou sous les surplombs, dans des situations ombragées, que nous avons recueilli cette espèce ; de même au rocher du Loup. Enfin, nous avons également recueilli l'*U. olivacea* par dragage dans la baie de Morlaix.

On pourrait penser que cette forme d'*Ulva* représente seulement une race stationnelle dont la coloration s'expliquerait par son habitat à l'abri du soleil direct : or, il n'en est rien, car si cette forme se montre nettement localisée et en relation avec un habitat particulier, il n'en est pas de même pour l'*Ulva lactuca* L. typique, car cette Ulve peut vivre indifféremment, en pleine lumière et à un niveau élevé (où elle n'est pas mélangée avec *U. olivacea*) soit à l'ombre et au voisinage immédiat et en mélange avec l'*U. olivacea*, ce qui exclut bien, semble-t-il, que celle-ci puisse représenter une simple variation écologique. En outre l'*U. olivacea* ne se distingue pas seulement par sa couleur, mais encore par quelques autres caractères dont certains sont suffisamment nets et que nous allons examiner maintenant.

L'épaisseur de la fronde des *Ulva* varie beaucoup d'une forme à l'autre et elle varie aussi notablement sur une même plante suivant qu'on s'adresse à la base ou au sommet ; cependant ce caractère, convenablement utilisé, permet de distinguer assez bien l'*Ulva lactuca* L. de l'*Ulva rigida* Ag. dont la fronde est plus épaisse et plus résistante. A ce point de vue la variété ici décrite appartient au groupe des Ulves à frondes molles et relativement minces, car l'épaisseur du thalle n'est en moyenne que de 40 μ. La forme des cellules, sur une coupe transversale, est également, comme chez l'*U. lactuca*, sensiblement isodiamétrique, tandis que l'*Ulva rigida* Ag. se signale par des cellules bien plus hautes que larges et disposées parallèlement les unes aux autres à la manière d'une assise palissadique. Si l'on cherche à préciser ces notations on verra que l'*Ulva olivacea* possède en moyenne une fronde plus mince que l'*U. lactuca* L. type (fig. 1, b), mais que ce caractère est trop peu marqué pour être toujours bien reconnaissable. Il n'en est pas de même en ce qui concerne le diamètre des cellules qui est toujours, en moyenne, plus considérable que chez l'*U. lactuca* type et parfois même la différence apparaît importante, du simple au double, de sorte qu'il y a là une distinction des plus apparente.

Nous avons examiné un grand nombre de frondes de l'*Ulva olivacea* pour comparer la taille des cellules vues de face avec celle des *Ulva lactuca* type et nous avons presque toujours trouvé une différence marquée : c'est ainsi que le diamètre des cellules de l'*Ulva olivacea* s'établit entre 15 et 30 μ, tandis que pour l'Ulve commune ce diamètre varie entre 12 et 20 μ.

La forme générale de l'*Ulva lactuca* L. est, comme l'on sait, excessivement variable : tantôt la fronde possède un contour général arrondi, tantôt elle se montre allongée ou découpée en lanières. L'étude de jeunes échantillons de l'*Ulva olivacea* nous a montré un caractère qui possède peut-être une certaine importance : les jeunes frondes de cette espèce ont un contour arrondi et souvent réniforme (fig. 1, *e*, *f*). Cette disposition ne semble pas avoir été observée, au moins d'une manière assez fréquente, chez l'*Ulva lactuca* L. type. A l'état adulte l'*U. olivacea* peut atteindre une taille assez considérable, par exemple un diamètre de 25 à 40 cm. et sa forme, alors, ne diffère pas

sensiblement de celle du type ; le bord des thalles est souvent déchiqueté, voire lacinié, et il est assez constant que la fronde soit perforée de trous arrondis de tailles diverses. La base de fixation demeure bien reconnaissable, mais elle ne constitue pas une région allongée en forme de stipe comme il arrive chez certaines Ulves.

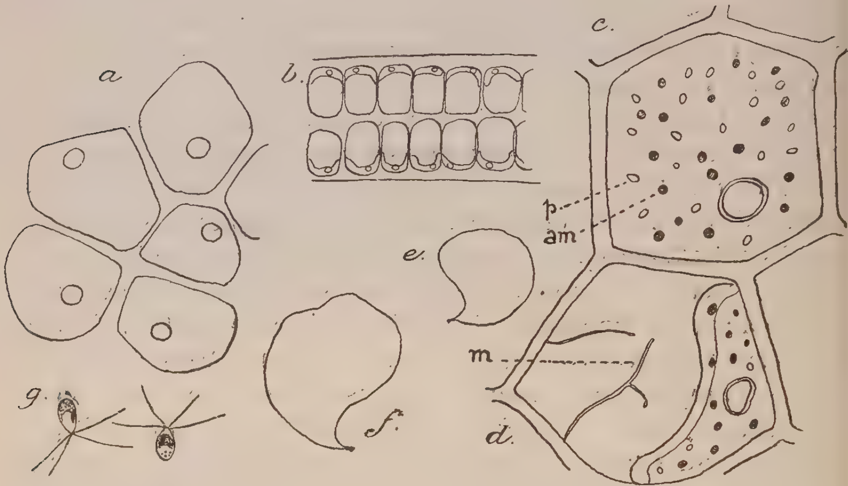


FIG. 1. — *Ulva olivacea* sp. nov. : *a*, cellules vues de face montrant un pyrénoïde × 675 ; *b*, coupe du thalle × 300; *c*, *d*, deux cellules dont l'une montre le chromatophore de face et l'autre de profil (*p*, perforations du chromatophore ; *am*, amidon ; *m*, chondriosomes filamenteux) × 1.350 ; *e*, *f*, deux jeunes plantes × 0,75 ; *g*, zoospores × 675.

La coloration particulière de l'*Ulva olivacea* étant son caractère le plus reconnaissable, nous avons cherché à préciser la forme et la nature du chromatophore : or celui-ci apparaît en général moins découpé que celui des *U. lactuca* type et il montre un pyrénoïde très apparent (fig. 1, *c*) ; en outre, il est généralement parsemé de minuscules perforations ; les grains d'amidon sont moins nombreux et moins gros que dans les *U. lactuca* et le métabolisme semble donc légèrement différent de celui des Ulves ordinaires ; ce caractère d'un contenu amylacé moins abondant chez l'*U. olivacea*, s'apprécie en général facilement lorsqu'on place côte à côte dans l'eau iodo-iodurée des fragments comparables des deux *Ulva* : alors

que, dans ces conditions, un fragment d'*U. lactuca* type noircit rapidement, un fragment de l'*U. olivacea* devient seulement d'un brun foncé.

On sait que les Ulves se reproduisent soit par des zoospores asexuées, soit par des œufs et qu'elles montrent une alternance entre des sporophytes et des gamétophytes morphologiquement semblables. Afin d'apprécier la valeur systématique de l'*Ulva* olivacée nous avons cherché à étudier sa reproduction. Or, tous les exemplaires, grands ou petits, récoltés en août et septembre à Roscoff et qui ont donné des zoïdes étaient des sporophytes : leurs zoïdes, tétraciliés, étaient des zoospores typiques qui germaient directement (1). Dans aucun cas, sur plusieurs dizaines d'essais, nous n'avons trouvé de pieds producteurs de gamètes. Pour cette raison, il nous a été impossible de confronter des gamètes entre eux ou avec des gamètes de l'*U. lactuca* ordinaire comme nous en avions l'intention. Nous devons ajouter qu'à la même époque, à Roscoff, les *U. lactuca* type, produisent presque exclusivement des zoospores.

La production des zoospores chez l'Ulve olivacée a lieu, comme chez toutes les *Ulva*, sur la marge du thalle ; celui-ci se trouve bordé, peu avant l'émission des zoospores, par une frange d'une teinte plus claire et plus jaune correspondant aux zoospores en voie de formation. Lorsque les zoospores ont été émises au dehors, elles se rassemblent du côté le plus éclairé du vase de culture où elles forment des amas de teinte jaunâtre. Les zoospores, vues en masse, ont donc une teinte jaunâtre accusée, ce qui les distingue nettement des zoospores de l'*U. lactuca* ordinaire et les rapproche au contraire des gamètes de ces mêmes *Ulva*. Les zoospores de la variété olivacée sont plus petites que celles de l'*U. lactuca* type : elles n'ont que 6 à 7 μ de long sur environ 3 μ de large. Elles ont un stigma très apparent et un chromatophore vert-jaunâtre. A noter que, d'après Kylin, les zoospores seraient très rares chez l'*U. lactuca*.

Après avoir donné les principaux caractères de l'*Ulva oliva-*

(1) Le fait de germer directement n'est pas d'ailleurs absolument caractéristique des zoospores car on connaît chez les Ulvacées la germination parthénogénétique des gamètes ; c'est pourquoi nous avons vérifié le caractère de la tétraciliature.

cea nous pouvons nous poser deux questions qui ne manquerons pas de venir à l'esprit des algologues : c'est, d'une part, dans quelle mesure cette *Ulva*, pourtant aisément identifiable, a pu être méconnue jusqu'ici et, d'autre part, si cette variété, ou plutôt cette espèce, est répandue ailleurs qu'à Roscoff et qu'elle est sa distribution éventuellement sur nos côtes.

Les deux questions sont peut-être d'ailleurs liées ensemble, car si cette algue était localisée dans la région de Roscoff on s'expliquerait mieux qu'elle ait pu être négligée jusqu'ici par les algologues. On peut noter aussi que depuis les travaux de Le Jolis à Cherbourg, bien peu d'auteurs en France se sont attachés à l'étude des genres *Ulva* et *Enteromorpha* sur lesquels tout semblait avoir été dit depuis longtemps. Or, il est de fait que pour l'*Ulva olivacea*, il suffit d'avoir eu l'attention attirée sur ses caractères particuliers de coloration pour ensuite la reconnaître facilement ; même un algologue débutant ne s'y trompe pas et aucune confusion n'est possible avec l'*U. lactuca* type. Parmi les dizaines d'exemplaires recueillis de toutes tailles nous n'en avons jamais trouvés au sujet desquels un doute pouvait subsister quant à leur appartenance à cette nouvelle espèce. En dehors de la mollesse de la fronde et de son toucher particulier, la couleur à elle seule apporte un caractère sans aucune ambiguïté. Peut-on en dire autant des variétés *rigida* ou *latissima* des *Ulva lactuca*, considérées le plus souvent comme de véritables espèces ? Nous ne le pensons pas.

Par ailleurs, si nous considérons les formes et variétés distinguées par Le Jolis à Cherbourg nous voyons que cet auteur admettait dans l'*Ulva lactuca* L. les trois variétés α *rigida*, β *latissima* et γ *Lactuca* avec de nombreuses formes (Les diverses formes du 3e groupe (*Lactuca*), écrit Le Jolis, se distinguent en général par une consistance plus molle, un tissu moins serré, une couleur d'un vert moins intense et tirant sur le jaunâtre, et surtout par leur fronde à bords entiers et onduleux, ayant une tendance bien prononcée à s'allonger en rubans tortillés sur leur axe ». On pourrait être tenté de voir dans cette description quelques-uns des caractères de notre *Ulva olivacea*, mais il faut souligner que la variété *Lactuca* de Le Jolis est un complexe de formes (l'auteur en énumère cinq) qui embrasse toutes les *U. Lactuca* du type le

plus habituel et mises à part les variétés *rigida* et *latissima*. L'*U. olivacea*, si elle avait été distinguée par Le Jolis, ne pourrait donc être qu'une des formes signalées dans la variété *Lactuca*, or aucune d'elles ne lui correspond. Plus récemment, dans les Chlorophycées de France, G. Hamel suit exactement Le Jolis, avec cependant une légère simplification : c'est ainsi que pour la var. *Lactuca* (Linn.) Le Jolis il cite seulement les deux formes *amplissima* et *contorta*.

En vue de rechercher si cet *Ulva* avait été récolté autrefois et distingué plus ou moins par les algologues, nous avons consulté quelques herbiers, mais les recherches de ce côté là sont difficiles car l'*Ulva olivacea* perd une grande partie de ses caractères les meilleurs par la dessiccation : c'est ainsi que la différence de coloration avec les *Ulva lactuca* type devient rapidement inappréciable et en herbier les *U. olivacea* apparaissent aussi vertes que les autres.

L'*Ulva olivacea* n'est pas localisée dans la seule station de Roscoff. Nous l'avons tout d'abord découverte à Guéthary où elle est abondante au printemps, mais où elle n'existe, à notre connaissance, qu'en une station très limitée en étendue, près du port de pêche, à un niveau assez bas et à la base de certains rochers qui lui font un écran vis-à-vis d'une lumière trop intense. Nous l'avons recueillie également durant l'été à la pointe de Mousterlin près de Concarneau.

Les caractères cellulaires que nous avons eu l'occasion d'étudier chez la plante de Guéthary confirment les données obtenues sur l'algue de Roscoff. Le chromatophore lorsqu'il est appliqué contre la face proximale des cellules montre un grand nombre de petites perforations (15 à 30) (fig. 1, *c*), en même temps l'amidon extra-pyrénoïdien est abondant, en grains variés de forme, mais plutôt petits, comparés à ceux de l'*U. lactuca*. On observe parfois régulièrement un seul pyrénoïde, d'autres fois deux ou trois fois par chromatophore. Il ne semble pas qu'on puisse trouver une différence constante à ce point de vue avec l'*U. lactuca*. Par contre, chez cette dernière algue, les perforations du chromatophore sont bien moins nombreuses.

En examinant des *Ulva olivacea* de Guéthary dont les chromatophores étaient disposés latéralement dans chaque cellule dégageant ainsi une étendue importante de cytoplasme pariétal nous avons observé des chondriosomes filamenteux et

même ramifiés, extrêmement nets (fig. 1, *d*). Une telle observation n'est pas souvent possible à réaliser chez les *Ulva*. Elle est intéressante en ce qu'elle vérifie les données de CHADEFAUD sur cette question. Les chondriosomes d'une grande minceur et longuement filamenteux sont parfois ramifiés ; ils se déforment lentement ; dans un cas nous avons observé qu'une petite branche d'un long chondriosome s'était brusquement et rapidement résorbée en rentrant en quelque sorte dans le filament principal.

En raison de son abondance dans la station de Guéthary nous avons étudié la reproduction de l'*Ulva olivacea* au laboratoire Sauvageau, mais en dépit d'essais assez nombreux nous avons rarement obtenu la production de zoïdes et lorsque ceux-ci se sont produits il s'agissait exclusivement de zoospores. Ces essais ont eu lieu seulement au printemps au moment ou l'*U. olivacea* est abondante et bien développée. Nous ne saurions en conclure à l'absence de reproduction par gamètes chez cette espèce. Néanmoins, en raison des résultats concordants obtenus à Roscoff et à Guéthary on peut admettre que l'*U. olivacea* se caractérise par une reproduction asexuée par zoospores en l'absence jusqu'à nouvel informé d'une production de gamètes et d'une sexualité.

Diagnose de l'*Ulva olivacea* n. sp.

Frons juvenilis integerrima, obovata aut aliquando curvata ; frons adulta U. lactuca similis, mollis, colore distincte olivacea. Thallo parte media circa 40 μ crasso, saepe foraminibus perforata chlorophoris plerumque lumina cellularum explentibus, foraminibus plurimis (15-30) perforatis ; cellulis 15-30 μ latis, membranis crassis, verticaliter paulo elongatis.

BIBLIOGRAPHIE

AGARDH (J. G.). — Till algern. System., III, 1883, 168.

FELDMANN (J.). — Les algues marines de la côte des Albères. *Rev. algol.*, 1937, **9**, 193.

HAMEL (G.). — Chlorophycées des côtes françaises, 1930, p. 137.

KYLIN (H.). — Die chlorophyceen der schwedischen Westküste, 1949, p. 18.

LE JOLIS. — Liste des algues marines de Cherbourg, 1863, p. 38.

SAUVAGEAU (C.). — Sur les algues marines du golfe de Gascogne. *Journ. de Botan.*, 1897, **II**, 1-64.

SETCHELL et GARDNER. — The marine algae of the Pacific coast of North America, Part II, *Chlorophyceae*. Univers. of Calif. Publ. in Bot., 1920, **8** (2) : 139-374.

Recherches sur le chondriome dans les radicules des Phanérogames

par Pierre DANGEARD

Le chondriome, dont le rôle dans la cellule est encore mal connu, n'en a pas moins sans doute une grande importance comme élément constituant du cytoplasme. Toute cellule animale ou végétale possède, en effet, un chondriome sous forme de grains de bâtonnets ou de filaments, à l'exception toutefois des Bactéries et des Algues bleues qui en sont dépourvues. Il apparaît ainsi que les mitochondries et les chondriosomes sont liés de quelque manière à l'accomplissement des fonctions vitales essentielles qui se déroulent au sein du protoplasme. Les innombrables travaux qui, depuis une cinquantaine d'années, ont été consacrés aux éléments du chondriome se justifient donc, car la vie cellulaire se passe dans un milieu organisé le protoplasme, ou bioplasme, ou substance vivante, dont les principaux constituants sont, avec le noyau, le chondriome, le plastidome (chez les Végétaux) l'appareil de Golgi (chez les Animaux), le vacuome. Or, pour beaucoup d'auteurs, le plastidome végétal, dont les diverses transformations sont en relation si étroite avec les manifestations du métabolisme et avec la photosynthèse, ne serait pas autre chose qu'un chondriome différencié ou spécialisé en vue d'un rôle élaborateur. Cette manière de voir confère évidemment au chondriome une importance accrue. Sans doute cette opinion n'est pas universellement admise et nombreux sont les cytologistes qui non seulement doutent qu'il existe une parenté véritable entre mitochondries et plastes ou un lien génétique entre eux, mais les tiennent pour des formations séparées, évoluant d'une manière indépendante. Même dans ce cas le chondriome conserve toutefois l'importance que lui confère sa présence

constante dans tout cytoplasme, aussi bien chez les Animaux que chez les Végétaux et le fait reconnu que toute cellule est pourvue d'un chondriome plus ou moins abondant.

L'importance des différents constituants cellulaires, leur rôle même, a souvent été déduit du comportement des cellules privées d'une manière ou d'une autre de l'un d'eux. La meilleure manière d'apprécier l'importanee d'un élément chimique dans la nutrition est de le supprimer dans les aliments. Cette méthode des physiologistes peut s'appliquer en Cytologie et, depuis longtemps, nous savons qu'une cellule privée de noyau n'est pas viable et que le noyau n'est pas régénéré, d'où l'adage : *omnis nucleus e nucleo*. Mais ce qui est applicable au noyau peut-il être transposé à d'autres constituants cellulaires ? C'est ce que nous allons examiner.

L'un des moyens utilisés pour priver une cellule des éléments figurés de son cytoplasme a été la centrifugation. La méthode s'applique particulièrement aux œufs des Animaux. Les embryologistes ont montré que des œufs, réduits à leur noyau et à leur cytoplasme fondamental homogène (hyaloplasme), étaient susceptibles de se développer. Jusqu'à quel point ce développement peut-il se poursuivre ? Les cellules de ces embryons anormaux régularisent-elles leur structure ? En particulier le chondriome est-il régénéré ? C'est ce que nous ignorons.

Il existe une autre méthode pour priver une cellule de l'un de ses constituants essentiels comme le chondriome. Sa possibilité nous est apparue il y a une dizaine d'années, alors que nous avions entrepris des recherches sur les altérations cellulaires provoquées sous l'action de l'acide acétique dilué dans les poils de Courge. Cette méthode consiste à détruire le chondriome au moyen de l'acide acétique employé à une dilution convenable. Nos recherches ont montré, en effet, que, dans les poils de Courge, l'acide acétique dilué avait pour résultat de faire subir aux mitochondries une série de modifications qui consistent tout d'abord en un gonflement (hypertrophie), un creusement (cavulation), une vésiculisation (transformation en vésicules).

Or, si les transformations initiales des mitochondries par simple gonflement n'entraînent pas nécessairement leur destruction, les altérations plus poussées du type de la cavulation

et surtout de la vésiculisation sont au contraire irréversibles, ce qui veut dire que même replacées dans les conditions normales, les mitochondries transformées en vésicules évoluent obligatoirement vers la destruction complète. Donc, lorsque les chondriosomes d'une cellule de Courge sont passés par la série des états énumérés plus haut, allant de la simple hypertrophie à la transformation en vésicules à paroi mince, ils n'ont plus la possibilité de restaurer leur état premier et leur destruction est inéluctable. Dans certains cas cette destruction du chondriome n'est pas incompatible avec la survie de la cellule, comme nous l'avons montré dans des observations vitales : une cellule ainsi privée de son stock chondriosomique normal survit et, fait curieux, elle ne tarde pas à renfermer de nouveau un ensemble de mitochondries apparemment néoformées.

Les observations que nous venons de résumer au sujet de la destruction du chondriome par une solution d'acide acétique dilué et sur sa régénération subséquente ont été poursuivies en 1941 et nous écrivions alors : « la régénération du chondriome nous paraît non seulement possible, mais probable » et un peu plus tard dans un Mémoire paru en 1942 : « la présence d'un chondriome semble correspondre à un équilibre nécessaire entre le cytoplasme et ses constituants lipoprotéidiques, puisque nous voyons les chondriosomes régénérés rapidement dans une cellule en survie ».

L'idée d'une destruction possible du chondriome au sein du cytoplasme et surtout la possibilité de sa régénération *de novo* ont suscité des objections de la part de certains cytologistes. C'est ainsi que M. Buvat dans un Mémoire, remarquable par ailleurs, sur les effets cytologiques de l'eau dans les racines de Chicorée et de Scorsonère écrit ce qui suit : « En bref, le chondriome se régénère à partir de sa substance elle-même, et il ne nous a jamais été donné d'observer, après sa disparition, sa formation *de novo* dans le cytoplasme ».

Nous pensons que ce désaccord sur un point fondamental entre M. Buvat et nous tient en grande partie à ce que cet auteur s'efforce de comparer des actions qui ne sont nullement comparables. En effet, M. Buvat a minutieusement étudié et décrit des phénomènes d'altération du chondriome sous l'action de l'eau. Il montre que sous l'action de l'eau, dans les

racines de Chicorée découpées en petits fragments, se produisent régulièrement des altérations qui sont en général réversibles. Il nous les décrit ainsi : « certains chondriosomes se *vésiculisent* et peuvent atteindre un volume supérieur à celui du noyau. D'autres chondriosomes s'*hypertrophient*, sans se vésiculiser et deviennent moins colorables. Ils ont tendance à s'associer par leurs extrémités en *grands ensembles arborescents* à structure *hétérogène.* D'autres processus de *confluences*, donnent naissance à des *réseaux* ou à des *lames ajourées* de nature mitochondriale ».

Ainsi l'action de l'eau détermine dans les objets étudiés par cet auteur la formation d'altérations du chondriome telles que filaments, réseaux, associations de mitochondries en un réticulum alvéolaire, etc. C'est un type d'altération que nous avons aussi observé dans certains cas (par exemple avec l'emploi de la chaleur ou par desséchement). Mais ce type d'altération diffère nettement de celui que nous avons obtenu en poussant jusqu'à une phase avancée l'action de l'acide acétique dilué : dans ce dernier cas, les mitochondries d'abord hypertrophiées et cavulées se transforment finalement en vésicules ; ce stade de vésicules nous a toujours paru irréversible. Au contraire, le premier mode est toujours probablement réversible et les chondriosomes qui ont conflué, qui se sont anastomosés en un réseau, peuvent se résoudre très rapidement en nouvelles unités mitochondriales, bâtonnets ou granules. Il n'est donc pas possible de conclure d'une série d'expérience sur l'action de l'eau à ce qui se passe pour l'action de l'eau acétique. La régénération dans un cas est possible, alors qu'elle ne l'est pas dans l'autre.

Dans les travaux de M. Buvat les altérations décrites telles que longs filaments ramifiés, réseaux, etc. se produisent dans des cellules dont l'auteur nous dit qu'elles étaient à cyclose ralentie, mais *non stoppée* ; elles correspondent donc à une moindre diminution de vitalité, semble-t-il, que dans nos expériences où nous obtenions des cellules à cyclose tout à fait arrêtée ayant un chondriome cavulisé ou vésiculisé. Il n'est donc pas surprenant que M. Buvat n'ait pas atteint le stade à partir duquel le chondriome, détruit plus ou moins complètement, pourrait être régénéré *de novo*.

Deux points sont encore à noter dans les travaux de

M. Buvat : pour lui les chondriosomes peuvent s'assembler bout à bout pour constituer de longs filaments (chondriocontes). Ce phénomène se produirait à l'occasion du ralentissement de la cyclose tandis que la reprise de la cyclose amène la destruction de ces ensembles et le retour à un type de chondriosomes dispersés à grains et à bâtonnets. Enfin, la présence de longs chondriocontes serait incompatible avec une cyclose rapide.

En 1946, ayant eu connaissance de la première note de M. Buvat sur l'action de l'eau sur le chondriome de la racine de Chicorée, nous avions chargé notre élève M. P. de Puytorac d'établir une comparaison entre l'action de l'eau et celle de l'acide acétique dilué en prenant comme sujet, non seulement la racine de Chicorée, mais la racine de Carotte et les cellules des écailles bulbaires d'*Allium Cepa*. Cette étude fit l'objet d'un Diplôme d'Etudes Supérieures soutenu devant la Faculté des Sciences de Bordeaux en 1947. Cependant ce Mémoire n'ayant pas été imprimé à l'époque, nous avons jugé utile d'en présenter les principales conclusions dans une Note en collaboration à l'Académie des Sciences parue en 1949 et intitulée : « Sur l'action comparée de l'acide acétique dilué et de l'eau sur le chondriome de la cellule végétale.»

Ces recherches confirmaient que les mitochondries simplement hypertrophiées étaient capables de subsister dans une cellule en voie de rétablissement en donnant lieu à des formes filamenteuses simples ou ramifiées d'une épaisseur plus grande que les chondriocontes normaux ; ce premier stade d'altération se montre donc réversible. Il n'en est pas de même des mitochondries cavulisées et surtout de celles qui ont atteint le stade de vésicules à parois minces : celles-ci ne sont pas susceptibles de restauration et elles disparaissent par une lyse progressive.

En conclusion, disions-nous, lorsqu'on amène les cellules dans l'état où la plus grande partie des mitochondries est transformée en sphères creuses ou en vésicules, il semble bien que le seul mode possible de rétablissement d'un chondriome normal soit par néoformation au sein du cytoplasme.

A la vérité on peut s'étonner que M. Buvat à la suite de recherches sur les altérations cellulaires provoquées par l'action de l'eau ait pu conclure formellement à la grande

improbabilité d'une régénération *de novo* du chondriome au sein du cytoplasme. Cela ne découlait pas nécessairement de ses recherches. On ne voit pas en effet, pourquoi il y aurait régénération *de novo* dans des cellules où le chondriome n'est pas détruit, mais présente seulement divers types d'altération comme c'est le cas dans les expériences de M. Buvat. Aussi avons nous cru nécessaire de souligner (1949, p. 383) que les résultats obtenus par M. Buvat ne sont nullement incompatibles avec les nôtres.

Il est vrai que M. Buvat (p. 36) a repris nos propres expériences sur la Courge, mais il ne les a pas poussées à fond semble-t-il ; les observations vitales lui semblent insuffisantes, pour trancher la question du mode de restauration du chondriome. C'est, dans une certaine mesure, exact, car il est difficile de suivre sur le vivant le sort des vésicules mitochondriales. Cependant nous avons observé maintes fois la disparition des vésicules mitochondriales par une lyse progressive et il paraît bien improbable, dans ces conditions, que ces vésicules puissent, comme le veut M. Buvat, servir à édifier de nouveaux chondriosomes par transformation directe (1).

Des vésicules mitochondriales, trace des altérations antérieures, persistent d'ailleurs encore assez souvent à un stade ou des mitochondries granuleuses ou en bâtonnets foisonnent à nouveau sans avoir aucun lien apparemment avec des restes de l'ancien chondriome. Il est bien certain que si M. Buvat avait poussé ses observations vitales plus avant, il se serait

(1) M. Gautheret, dans un livre récent, semble admettre que la méthode des coupes fixées et colorées permet de reconnaître des mitochondries transformées en vésicules que l'observation vitale ne permettrait plus de distinguer. Il écrit ainsi à propos des mitochondries qui ont subi des altérations sous l'action de l'eau : « Cette absorption d'eau par les chondriosomes dilue leur substance ; ils deviennent donc moins réfringents et cessent même d'être distincts, ce qui peut faire croire qu'ils disparaissent complètement pour se reformer ensuite *de novo*. Mais ceci est inexact, car, lorsque les chondriosomes ainsi gonflés ont cessé d'être distincts sur le vivant, on peut encore les mettre en évidence par la technique des coupes fixées et colorées. » L'affirmation contenue dans cette citation semble gratuite et nous ne voyons pas sur quels travaux elle s'appuie. En réalité, la technique des coupes fixées et colorées confirme les résultats de la méthode vitale en montrant que les chondriosomes peuvent être entièrement détruits avec divers agents d'altération.

aperçu que les mitochondries vésiculisées subissent finalement une destruction complète (par dissolution de leur substance). Cependant on croirait, à lire cet auteur, que l'acide acétique ne peut pas réaliser cette destruction. Mais il devait nous être donné un peu plus tard de prouver, par la méthode des fixations et des colorations que le chondriome pouvait être détruit dans les cellules dans des conditions permettant la survie de ces dernières.

La méthode des fixations suivies de colorations dont nous avons fait un large usage dans ce Mémoire comme on le verra par la suite, présente incontestablement certains avantages sur la méthode vitale en ce sens qu'elle donne plus de précision sur l'état du chondriome à un moment donné de l'évolution d'une cellule ; les images sont plus nettes et n'exigent pas une attention aussi soutenue que dans le cas des observations vitales ; elles permettent de se faire une idée plus complète d'une cellule dont l'observation vitale ne donne qu'une vue partielle, surtout s'il s'agit de cellules d'aussi grande taille que celles des poils de Courge avec examen du cytoplasme sur la face proximale tournée vers l'observateur et sans pouvoir tenir compte des faces latérales ou distales particulièrement aux forts grossissements. Par ailleurs la méthode des fixations a des inconvénients très sérieux lorsqu'il s'agit d'interpréter, non une disposition stabilisée, mais une évolution se poursuivant dans un tissu donné, car cela exige de très nombreuses préparations et surtout la mise en série plus ou moins arbitraire de stades observés qui ne s'insèrent pas forcément dans la même lignée évolutive.

Nous voudrions donner un exemple de ces difficultés emprunté tout d'abord à un Mémoire de M. Buvat. Celui-ci décrit par exemple, dans la racine de Chicorée ayant subi l'action de l'eau, des cellules très altérées comme celle qui est figurée Pl. I, fig. 2. On y voit le chondriome qui a formé de « grands appareils » ; ceux-ci sont hypertrophiés et leur contour épouse les alvéoles cytoplasmiques entre lesquelles ils sont enserrés. (La substance mitochondriale émet de fins tractus dans le cytoplasme, ce qui montre une tension superficielle très réduite, et les contours des chondriosomes deviennent sinueux et découpés). Or, des cellules ainsi altérées et qui ont toute l'apparence de cellules en voie de nécrose,

ont-elles la possibilité de se restaurer ? A vrai dire l'auteur nous dit qu'il a hésité longtemps avant de se prononcer. S'il admet la restauration de cellules aussi altérées c'est qu'il a observé le rétablissement de l'ensemble des tissus ou figuraient de telles cellules, tissus qui prolifèrent ultérieurement et refont une structure normale. Mais qui pourrait soutenir que le bien-fondé de cette affirmation, valable pour un ensemble, peut s'appliquer à telle ou telle cellule prise en particulier ? Les résultats obtenus, en effet, sont plutôt de nature statistique. Ils permettent de conclure pour un ensemble de cellules (à condition encore que celles-ci soient sensiblement pareilles), mais non pour une cellule isolée dont le destin particulier nous échappe nécessairement.

Par conséquent, nous nous permettrons de considérer avec un certain scepticisme les exemples de restauration cellulaire signalés par M. Buvat dans le deuxième Mémoire cité (Monographie cytologique des tissus de Chicorée). Ainsi la Pl. I, fig. 2, nous montre une cellule de parenchyme libérien dont le cytoplasme est fortement alvéolisé, le noyau hyperchromatique, la chondriome devenu méconnaissable. L'état de cette cellule nous paraît exclure la possibilité de sa restauration. D'après ce que nous a appris l'étude vitale l'alvéolisation du cytoplasme est trop poussée pour être réversible. Il est bien certain d'autre part que les figures 3-6 de la même planche destinées à montrer comment une cellule telle que 2 restaure sa structure ne sauraient apporter une certitude à ce sujet. Nous voulons bien faire confiance à l'auteur, mais la part de l'interprétation, pour ne pas dire de l'arbitraire est vraiment trop grande. Autre exemple, celui de la Pl. V du même Mémoire : le point de départ est encore une cellule très altérée (fig. 1) dont le cytoplasme est fortement alvéolisé ; là encore il faut douter de son rétablissement possible et surtout que ce rétablissement se fasse par un procédé de condensation mitochondriale, suivant le schéma de la figure 2; les mitochondries bien constituées et d'apparence normale de cette cellule 2 ont bien l'air d'être apparues dans le cytoplasme hyalin en dehors des régions de cytoplasme alvéolisé ou demeurent des résidus mitochondriaux.

Nous ne voulons pas dire, bien entendu, que les difficultés rencontrées dans l'étude de l'évolution cellulaire par la méthode

des fixations en condamnent l'emploi, bien au contraire, mais il sera nécessaire d'utiliser cette méthode dans des conditions très bien précisées, sur un matériel aussi homogène que possible et en multipliant les comparaisons. C'est ce que nous avons essayé de faire.

Notre but dans cette série de recherches a été de réaliser si possible, la destruction du chondriome dans des cellules végétales tout en leur laissant la faculté de survivre. En somme, il s'agissait de confirmer sur le matériel nouveau et plus étendu que la méthode des fixations devait permettre d'atteindre, l'essentiel de ce que nous avait révélé l'étude vitale. Tout d'abord, nous avons cherché à utiliser le matériel qui nous avait servi dans l'étude vitale, c'est-à-dire les poils épidermiques de Courge. C'est un matériel qui ne se prête guère à la méthode de fixation comme l'avait déjà remarqué M. Buvat. Cependant, si l'on fixe de petits fragments de tissus adultes de *Cucurbita* on obtient des préparations satifaisantes qui permettent de suivre les étapes de la destruction du chondriome. Soit par exemple un petit tronçon découpé dans un pétiole jeune de *Cucurbita Pepo* et que nous mettons à tremper pendant une heure vingt dans une solution d'acide acétique au millième. Après retour dans l'eau ordinaire pendant le même temps, nous fixons au Regaud et nous colorons ce fragment de pétiole. Dans ces conditions nous observons à partir des surfaces sectionnées deux zones dont les cellules sont généralement dépourvues de tout chondriome et dont seuls les plastes sont conservés; en s'éloignant des surfaces de section, on finit par rencontrer des cellules dont les plastes et les mitochondries sont conservée et qui ont donc retenu un aspect tout à fait normal. Les mêmes observations s'appliquent aux poils épidermiques de ces deux régions; les uns possédent des mitochondries normales, les autres en sont dépourvus, au moins dans leurs cellules basales, ce qui est conforme à ce que nous savons du mode de pénétration du réactif dans les poils épidermiques.

Il est donc possible, par la méthode des fixations suivies de coloration, d'observer dans les cellules adultes et particulièrement dans les poils épidermiques la destruction du chondriome sous l'action de l'acide acétique dilué. La difficulté, évidemment, est d'arriver à un résultat au sujet d'une régé-

nération possible de ce chondriome. On pourrait refaire la même expérience, mais fixer après séjour dans l'eau de 24 heures et observer si la marge de cellules sans chondriome a diminué d'importance. Néanmoins cette manière de faire conduirait probablement à un résultat assez aléatoire et nous avons ainsi été conduit à rechercher un matériel plus favorable permettant d'atteindre une plus grande précision dans les résultats.

Il était indiqué de s'adresser à des radicules dont les cellules renferment un chondriome abondant dans leur méristème terminal. Ce chondriome peut être étudié facilement après fixation Regaud et coloration par l'hématoxyline ferrique. Des radicules assez grosses doivent être choisies d'autre part de préférence si l'on veut ménager des possibilités de survie suffisantes aux différents tissus. Le Lupin blanc (*Lupinus albus*), le Pois (*Pisum sativum*), le Haricot (*Phaseolus vulgaris*), la Courge Giraumon (*Cucurbita Pepo*), le Ricin (*Ricinus communis*) le Pin maritime (*Pinus pinaster*) se sont montrés favorables à ces recherches.

LUPIN BLANC

Le Lupin blanc (*L. albus*) en raison de sa rapidité de germination, de ses grosses radicules faciles à manipuler et du fait aussi que son chondriome a donné lieu de la part des auteurs à de nombreuses recherches, nous a paru tout d'abord s'imposer dans ce genre d'études.

La technique était la suivante : des graines étant mises à germer à l'étuve à 20°, lorsque les plantules ont développé un pivot d'environ 2 cm, on établit un certain nombre d'expériences dans lesquelles les radicules sont plongées dans l'acide acétique dilué, autant que possible sur toute leur longueur ; tout l'ensemble de la radicule et de l'axe hypocotylé est donc immergé dans le réactif, cependant seule la partie terminale sur 5 à 8 mm est découpée plus tard en vue de l'étude cytologique.

Il était à prévoir, et les faits le démontrent, que la région la plus perméable siégerait à l'extrémité de la radicule. Pour cette raison les cellules les plus touchées par le réactif et qui

sont atteintes en premier lieu, sont les cellules de la coiffe et les cellules situées à la périphérie de la radicule (cellules corticales). Suivant la durée plus ou moins longue de l'immersion dans le réactif nous aurons donc une épaisseur variable de tissus corticaux mortifiés, incapables de survivre, frappés irrémédiablement de nécrose, entourant une partie axiale, moins modifiée et capable de survie ultérieure. Cette région axiale sur laquelle s'exerce le phénomène de la survie est aussi comme nous le verrons, le siège d'une rapide reconstitution de la structure ; pendant que les tissus extérieurs accentuent leur caractère nécrotique, les tissus de la région axiale, dans leur ensemble, rétablissent leur structure et présentent de nouveau l'apparence de la vitalité.

Comme précédemment nous avons étudié l'action de deux solutions types d'acide acétique, l'une à 1 %, l'autre à 1 ‰, et tout d'abord nous avons consigné les réactions des organes entiers indépendamment de l'étude cellulaire. Toutefois il est bon de souligner, dès maintenant, que la survie de radicules en tant qu'organes ayant une certaine structure et doués de croissance est une toute autre question que la survie de tissus isolés ou de certains méristèmes. Pour qu'une radicule subsiste et reprenne sa croissance il est nécessaire que la région axiale de cellules restées vivantes soit suffisamment importante. On peut estimer que cette région axiale doit comprendre, avec le méristème terminal, tout le cylindre central (plérome) avec une certaine partie de l'écorce (périblème). La reconstitution de radicules ayant subi une destruction importante des assises corticales externes pose d'ailleurs des problèmes d'organogénèse et de corrélations très intéressants, mais qu'il n'était pas dans notre programme d'étudier.

Survie des radicules

1° Solutions à 1 %. — Jusqu'à dix minutes de durée d'action les radicules survivent et même peuvent reprendre leur croissance. Quinze minutes permettent la survie et une reprise de la croissance d'une proportion assez forte de radicules (de 50 à 20 %) et vingt minutes entrainent la nécrose de la plupart des radicules (survie et reprise de la croissance pour moins de 10 %).

2° Solutions à 1 ‰. — Une durée de séjour de 60 minutes ne semble pas entraîner de suites fâcheuses pour les radicules. Mais la durée d'une heure et demie est suivie de la nécrose dans une proportion de 50 %. Après deux heures de séjour le rétablissement est possible pour un certain nombre de radicules, mais nous n'avons pas un nombre suffisant d'expériences pour donner un pourcentage d'une certaine valeur. D'autres essais seraient nécessaires. Il est certain toutefois qu'une durée de deux heures n'est pas nécessairement fatale à la survie des radicules.

Survie des tissus et des cellules
(Observations cytologiques)

1° Solutions à 1 %. — Avec des durées d'action de 4 à 5 min. on observe la destruction d'un petit nombre d'assises cellulaires du périblème (8 ou 9) puis viennent deux ou trois assises cellulaires dont le chondriome a été détruit ; enfin, la grande majorité des tissus profonds a subi peu de modifications et conserve en particulier son chondriome peu ou pas modifié. Si l'observation, au lieu d'être faite après un séjour dans l'eau ordinaire, court ou très court, est pratiquée 24 heures après, on observe, dans toute l'étendue des radicules, des cellules vivantes avec un chondriome abondant et très normal, sauf dans les assises les plus externes qui forment un manchon de cellules mortifiées.

Avec des durées d'immersion allant de 8 min. à un quart d'heure on observe des phénomènes de destruction plus marqués du chondriome. Des stades de cavulation des mitochondries sont fréquents dans toute l'étendue des méristèmes. Cependant même la durée de 15 min. n'amène pas, comme on aurait pu le penser, la destruction complète du chondriome et, dans la plupart des cellules, les mitochondries subsistent sous forme de sphères creuses à écorce chromatique ou de vésicules (fig. *e*, Pl. IV). Dans certains cas cependant le chondriome peut être absent dans le méristème terminal et dans quelques assises du parenchyme cortical en dedans des cellules externes nécrosées. Finalement, une durée d'action de vingt min. semble avoir des effets destructeurs sur un grand nombre de cellules dans les radicules de Lupin et l'on

s'attendrait à voir le chondriome détruit dans une partie importante des tissus radiculaires. En réalité, même dans le méristème terminal, le chondriome peut persister sous forme de grains chromatiques qui semblent être des résidus. Par ailleurs, les noyaux sont fortement modifiés avec des auréoles périnucléolaires très larges.

L'étude des radicules traitées comme nous venons de le dire, mais après 24 heures de séjour dans l'eau ordinaire, nous a montré, dans tous les cas, un chondriome abondant et normal dans tous les tissus, sauf dans le manchon de cellules périphériques nécrosées qui est plus ou moins important suivant la durée d'action des solutions acétiques. En particulier, même dans les radicules traitées vingt minutes par l'eau acétique, le chondriome est présent avec ses caractères habituels dans le méristème terminal, dans le méristème latéral et dans toutes les cellules vivantes de l'axe. Les altérations subies laissent cependant des traces bien nettes dans beaucoup de cellules, en particulier dans celles du parenchyme cortical, sous forme d'amas de mitochondries granuleuses tandis que les plastes apparaissent peu modifiés. En raison du fait que l'acide acétique à 1 %, même avec une durée importante d'action, ne détruit pas à coup sûr le chondriome des méristèmes sans laisser de résidus, il n'est pas possible d'affirmer en toute certitude que le chondriome est régénéré après 24 heures par néoformation. Cela semble très vraisemblable, seulement Avec l'emploi, pour détruire le chondriome, des solutions à 1 ‰, les résultats sont plus probants comme nous allons le voir maintenant.

Solution à 1 ‰. — Ces solutions agissant pendant une heure et même plus n'amènent pas de modifications importantes dans les constituants cellulaires de la radicule. Avec une durée d'immersion de une heure et demie il est fréquent au contraire d'observer la destruction du chondriome dans une partie plus ou moins étendue du méristème terminal. Enfin, pour détruire à coup sûr le chondriome dans le méristème, il nous a fallu les traiter pendant deux heures ou plus dans les solutions à 1 ‰. Dans ces conditions les cellules du méristème terminal, sur une grande étendue, apparaissent absolument dépourvues de chondriome et même de plastidome

(fig. *l*, Pl. IV). Par contre, si la fixation des radicules traitées de cette façon est effectuée, non pas au bout de 1/2 h. à 1 h., mais après 24 h. de retour dans l'eau de conduite, le méristème apparaît, dans tous les cas, avec un chondriome abondant formé de mitochondries granuleuses et de quelques filaments. Le chondriome a donc toute l'apparence d'être régénéré dans le méristème terminal. Il est plus difficile de se prononcer au sujet des plastes car, dans le méristème terminal, la distinction entre plastes et mitochondries est particulièrement délicate et, dans les cellules adultes situées à une certaine distance du point de végétation, les éléments cytoplasmiques ne sont pas détruits complètement : on peut donc supposer que des plastes (en particulier des amyloplastes) ont pu subsister et qu'ils sont à l'origine de ceux que l'on retrouve après 24 h. Nous avons d'ailleurs observé dans les cellules adultes de l'hypocotyle de nombreux stades de l'altération des amyloplastes (fig. *n*, Pl. VI) sous l'action de l'acide acétique. Ces phénomènes aboutissent à la mise en liberté de grains d'amidon au sein du cytoplasme. Mais il est difficile de savoir si, plus tard, des amyloplastes peuvent être régénérés, car les éléments chromatiques observés dans les cellules adultes peuvent correspondre à des plastes qui n'avaient pas été complètement détruits et dans le méristème où il y avait eu destruction complète rien ne permet d'affirmer que le plastidome se régénère en même temps que le chondriome.

HARICOT (*Phaseolus vulgaris*)

Nous avons étudié une variété à téguments colorés provenant du jardin botanique municipal.

Comme précédemment nous avons cherché à préciser les conditions de survie des radicules dans les solutions d'acide acétique à 1 % et 1 ‰.

Survie des radicules

1° Solutions à 1 %. — Le pivot de plantules jeunes dont la radicule atteint seulement 15 mm. est placé dans cette solution pendant 4 à 10 min. Pour une durée de 4 min. la croissance est stoppée presque toujours, mais l'extrémité de la

radicule conserve sa fermeté et il n'est pas douteux qu'il demeure, dans cette radicule, des îlots importants de cellules vivantes car il se produit fréquemment, au bout de quelque temps, une sortie de radicelles très près du sommet. Dans certains cas exceptionnels (environ 10 % des plantules) l'accroissement reprend et bientôt toute trace de malformation disparaît. Avec une durée de 6 minutes nous avons observé comme précédemment l'arrêt de croissance de la radicule ; celle-ci brunit et elle semble se scléroser ; des radicelles se forment parfois très près du sommet pour suppléer au point de végétation du pivot frappé d'arrêt. Enfin, avec une durée de 10 min., les radicules sont frappés d'arrêt de croissance et elles se nécrosent finalement ; cependant la nécrose n'est pas immédiate et la radicule garde sa fermeté pendant quelques jours ; il semble donc certain que des îlots cellulaires et même une importante partie des tissus radiculaires restent vivants.

2° Solutions à 1 ‰. — Nous avons fait d'assez nombreuses expériences sur des radicules qui avaient trempé une 1/2 heure dans les solutions et nous avons obtenu des résultats assez variables concernant la survie. La croissance des radicules est tout d'abord frappée d'arrêt, mais au bout de quelques jours une certaine proportion des radicules reprend son développement, tandis que les autres se nécrosent peu à peu ; dans ces dernières, d'ailleurs, il est certain qu'une survie des tissus se manifeste longtemps et de petites radicelles, naissant très près du sommet, viennent souvent suppléer le point de végétation apical détruit partiellement ou incapable de continuer son activité. La proportion, d'autre part, des radicules totalement restaurées et reprenant leur croissance semble s'établir à 20 % environ.

Pour des durées plus grandes la proportion des radicules qui reprennent leur développement est naturellement plus faible et pour une durée d'une heure, il semble que la nécrose soit fatale pour toutes les radicules ; cependant il apparaît probable que les tissus ne sont pas détruits complètement particulièrement dans le point de végétation qui doit se maintenir vivant pendant quelques jours, produisant parfois alors des radicelles très près du sommet.

Survie des tissus et des cellules

(Etude après fixation et coloration)

1° Solutions à 1 %. — L'étude cytologique des radicules ayant séjourné de 5 à 10 minutes dans les solutions et fixées presque aussitôt après (1/4 d'heure à 1 heure après retour dans l'eau de conduite) montre que le chondriome a plus ou moins disparu dans les cellules des méristèmes. Avec une durée de 5 minutes le chondriome est parfois conservé dans une partie du méristème terminal, mais avec des durées de 6 et 7 minutes, on peut considérer que le chondriome est largement détruit dans une partie importante du point de végétation de la radicule : les mitochondries plus ou moins cavulisées réapparaissent seulement à une distance notable de l'extrémité apicale. Les cellules à chondriome détruit, mais dont l'apparence est celle de cellules saines, occupent le méristème apical, le méristème latéral et toute la région axiale des radicules, à l'exclusion des cellules de coiffe et d'un manchon plus ou moins épais de parenchyme cortical radiculaire et hypocotylaire dont les cellules, fortement plasmolysées, se distinguent par leur caractère hyperchromatique. Ces dernières cellules sont des cellules mortes et elles se distinguent facilement sur les préparations des autres cellules qui, comme nous le verrons, malgré l'absence de chondriome, ont la faculté de survivre et de rétablir leur structure.

2° Solutions à 1 ‰. — L'essai de diverses solutions nous a rapidement montré qu'une durée de trempage d'une 1/2 heure suffisait pour amener la destruction du chondriome dans le méristème terminal. Ayant répété cette expérience sur un lot de cinq radicules différentes nous avons obtenu le même résultat : dans le méristème les cellules ne sont pas plasmolysées et elles apparaissent en bon état, mais le chondriome a totalement disparu et il ne reste absolument aucun résidu reconnaissable de cette formation ; le cytoplasme, assez chromatique, gris foncé, apparaît criblé de petites vacuoles claires de tailles inégales ; les noyaux possèdent des nucléoles souvent hétérogènes entourés d'auréoles périnucléolaires plus ou moins accentuées ; en s'éloignant de la pointe radiculaire on voit réapparaître des chondriosomes hypertrophiés ou cavulisés. Nous

avons observé dans le Haricot le fait curieux de cellules appartenant à la coiffe dont les mitochondries sont conservées en partie, à l'état de vésicules chromatiques, tandis qu'elles sont radicalement détruites dans le méristème apical.

L'absence de tout chondriome dans le méristème apical, la réapparition des mitochondries à divers stades d'altération quand on s'éloigne du sommet apical, permettent de suivre facilement le processus de la destruction du chondriome. On peut constater ainsi que les mitochondries, après un stade de cavulation et de vésiculisation, ont disparu par une lyse progressive des vésicules formées à leurs dépens. Cette lyse est apparemment totale et elle ne laisse subsister aucun résidu chromatique reconnaissable.

Il est bon de noter que la destruction du chondriome affecte également le méristème latéral et les éléments procambiaux et que les cellules corticales situées en dedans du manchon des cellules tuées périphériques apparaissent également, pour la plupart, dépourvues de chondriosomes.

Nous avons encore étudié les radicules ayant séjourné plus longtemps dans la solution à 1 ‰, soit 35 min., 45 min. et 60 min. Comme il fallait s'y attendre le chondriome s'est montré entièrement détruit dans le méristème terminal et aussi le plus souvent dans le méristème latéral. La seule exception s'est présentée avec une radicule ayant été traitée 1 h. dans l'acide acétique à 1 ‰ et qui avait été fixée 15 min. après le retour dans l'eau de conduite : le chondriome était conservé partiellement dans le méristème sous forme de grains et de bâtonnets et dans les éléments procambiaux les mitochondries étaient encore représentées par des vésicules ou même des grains et des bâtonnets.

Ce résultat doit être considéré comme tout à fait exceptionnel et nous l'attribuons à un cas particulier de résistance invididuelle lié sans doute à une imperméabilité relative des cellules.

Nous avons d'autre part étudié, après 24 h. de retour dans l'eau de conduite, les conditions de la survie des cellules et du rétablissement de leur structure. Or, dans toutes les radicules traitées 1/2 h. par la solution acétique, le chondriome se montre de nouveau sous forme de grains, de bâtonnets et de filaments ténus, aussi bien dans le méristème apical que dans

le méristème latéral ; toutes les cellules de ces radicules sont bien vivantes et possèdent un chondriome normal, sauf les assises corticales les plus extérieures, au nombre de 4 à 6, qui forment un manchon de cellules aplaties nécrosées. Avec les radicules traitées 45 à 50 min. par l'acide acétique le manchon de cellules nécrosées est plus important et il se compose de 8 à 10 assises. Partout ailleurs le chondriome est normal et il faut admettre qu'il s'est rétabli par néoformation là où il avait été détruit. Finalement, dans les radicules traitées 1 h. le chondriome ne se rétablit pas toujours dans le méristème terminal dont les cellules restent dépourvues de mitochondries après 24 h.

POIS (*Pisum sativum*)

Dans les mêmes conditions que pour les plantes précédentes nous avons étudié la survie des radicules après trempage de différentes durées dans les solutions d'acide acétique à 1 % et à 1 ‰.

1° Solutions à 1 %. — Les résultats obtenus sont comparables à ceux que nous avons décrits pour le Haricot. Jusqu'à 5 à 6 min. il n'y a pas nécrose, mais inhibition plus ou moins durable de la croissance. Entre 6 et 12 min. la nécrose devient de plus en plus fréquente et les durées de 10 à 12 min. entraînent pratiquement toujours la nécrose.

2° Solutions à 1 ‰. — Une durée de 1 h. 1/2 entraîne un arrêt de croissance prolongé ; l'extrémité de la radicule, d'abord ferme durant les premiers jours, finit par devenir flasque et la nécrose survient ; cependant, dans quelques cas assez rare, la radicule reprend sa croissance et s'allonge. La durée de 2 h. donne les mêmes résultats, mais la nécrose finale a toujours été constatée.

D'après ces résultats qui indiquent une certaine survie des tissus de la radicule jusqu'à 12 min. avec les solutions à 1 % et jusqu'à 2 h. pour les solutions à 1 ‰, nous avons procédé à l'étude cytologique.

Comme précédemment les solutions à 1 % ne nous ont pas donné d'aussi bons résultats pour la destruction du chondriome

que les solutions plus diluées, ce qui tient sans doute à la nécessité d'une action ménagée et suffisamment lente pour obtenir cette destruction. Ainsi, même une durée de 12min. avec la solution à 1 % ne détruit pas toujours complètement le chondriome dans le méristème terminal, c'est-à-dire qu'il demeure des résidus plus ou moins nets du chondriome sous forme de quelques éléments chromatiques. Après 24 h. de séjour dans l'eau les radicules se montrent entourées d'une grande épaisseur de cellules mortes formant un manchon à l'extérieur tandis que les cellules demeurées vivantes forment une zone axiale. Or ces cellules vivantes montrent un chondriome abondant qui semble en grande partie néoformé car il se compose de grains, de bâtonnets et de petits filaments très tenus; ce chondriome est souvent accompagné de vésicules aux formes très diverses et très curieuses qui sont évidemment des états pathologiques correspondant à des mitochondries d'ancienne génération (fig. A, Pl, VI) ayant subi la cavulation, puis la vésiculisation.

Avec les solutions à 1 ‰ nous avons pu suivre dans les radicules de Pois l'évolution pathologique du chondriome dans d'excellentes conditions. Déjà avec une durée de 1/2 h. on peut observer la cavulation des mitochondries dans beaucoup de cellules et, dans le méristème terminal, l'association des mitochondries cavulisées donne lieu à des sortes de pseudo-réseaux. Avec une durée de 1 h. les mitochondries sont parfois entièrement détruites dans le méristème, alors qu'à une certaine distance du point de végétation, elles se montrent de nouveau à l'état de vésicules ou de résidus plus ou moins reconnaissables (fig. D, Pl. VI). Mais le fait n'est pas général car il y a des différences individuelles entre les radicules et le plus souvent, avec cette durée de 1 h., nous avons un chondriome conservé partout, même dans le méristème terminal, sous des formes d'altération variées (fig. G, Pl. VI). L'étude de ces stades d'altération des mitochondries permet de suivre les étapes de leur disparition; dans certaines cellules il est possible de suivre la disparition des mitochondries cavulisées et celles-ci ne passent pas nécessairement par un stade de vésicule importante, mais elles deviennent de moins en moins colorables; elles finissent par disparaître par une lyse progressive sans avoir notablement grossi (fig. H, Pl. VI). Dans cer-

taines préparations de radicules nous avons observé des stades d'altération très remarquables dans la région procambiale de l'hypocotyle où les chondriosomes peuvent s'étirer en longs filaments ayant généralement une ou plusieurs vésicules sur leur trajet ; plus rarement l'enchevêtrement de longs filaments peut constituer une sorte de réseau, mais rien ne permet d'affirmer qu'il y ait soudure entre différents filaments (fig. H). Dans le méristème terminal l'accolement de vésicules formées par les mitochondries donne lieu à des figures en forme de 8 ou à de pseudo-réseaux caractéristiques (fig. G). Ces vésicules peuvent se déchromatiniser et leur disparition progressive, que l'on peut suivre au microscope, nous montre par quel procédé est obtenu la destruction complète du chondriome dans certaines cellules.

La destruction du chondriome atteint une plus grande ampleur dans les radicules traitées 1 h. 1/2, ou plus, dans les solutions. Le méristème se trouve alors constitué par des cellules entièrement privées de mitochondries. Le cytoplasme de ces cellules est spumeux, criblé de petites vacuoles irrégulières et on peut penser qu'un certain nombre de ces vacuoles dérivent des mitochondries transformées en vésicules et complètement déchromatinisées.

Ce qui semble le montrer c'est l'apparition de vésicules mitochondriales reconnaissables, d'abord peu nombreuses, puis de plus en plus fréquentes à mesure qu'on s'éloigne du méristème terminal (fig. 1).

La durée de 2 h. confirme les résultats précédents. Les cellules, dans le méristème, sont dépourvues de chondriosomes; leur cytoplasme est relativement peu chromatique et sans aucune différenciation pouvant se rapporter à des restes du chondriome détruit. Dans la région corticale externe des radicules s'observent des cellules hyperchromatiques dont le cytoplasme dessine un réseau irrégulier de coagulation (fig. M) ; dans ce réseau il y a souvent des régions plus chromatiques qui semblent formées de la soudure d'alvéoles et appartiennent sans doute au chondriome. Ces aspects ne sont pas sans rappeler les « lames » ajourées, décrites par Buvat, mais il s'agit pour nous, à ce stade, de cellules non vivantes, incapables de restauration ; leur noyau hyperchromatique fixe intensément l'hématoxyline.

Restauration des cellules et rétablissement après retour des radicules dans l'eau de conduite

Nous avons étudié les phénomènes de restauration cellulaires surtout sur des radicules ayant subi les trempages d'1 h. 1/2 et 2 h. En effet, dans les autres cas (1/2 h. et 1 h.) le chondriome n'est pas détruit le plus souvent, même dans le méristème terminal. Or, après 1 h. 1/2 et après 2 h. dans l'acide acétique les radicules retournant dans l'eau 24 h. montrent tout un ensemble de cellules vivantes, à chondriome abondant, dans toute la région axiale à partir du méristème terminal jusqu'à la partie la plus âgée de l'hypocotyle. Comme le chondriome avait été détruit, tout au moins dans le méristème, avec une très grande probabilité, il s'ensuit que l'on doit admettre une néoformation du chondriome. Ce chondriome néoformé est constitué de grains, de bâtonnets et de filaments très ténus (fig. J, Pl. VI). Dans de nombreuses cellules le chondriome néoformé est accompagné de formes d'altération très diverses (fig. K) qui doivent se comprendre comme des vésicules mitochondriales déformées sous l'action des pressions exercées au sein du cytoplasme vivant. Certaines de ces vésicules, mal individualisées vis-à-vis du fond cytoplasmique chromatique, sont visiblement en voie de disparition (fig. K).

Dans le cas de radicules ayant subi un trempage de 2 h., la région axiale restée vivante au bout de 48 h. correspond seulement à la région stélique avec une vingtaine d'assises cellulaires tout au plus. Toute la partie corticale de la radicule et de l'hypocotyle est formée de cellules plasmolysées et nécrosées.

Un caractère curieux des cellules restaurées dans la radicule de *Pisum* est la fréquence, dans les cellules adultes, de fragments cytoplasmiques intravacuolaires (fig. L, N). Ces fragments sont plus ou moins volumineux et leur forme est toujours plus ou moins sphérique, ce qui s'explique ; en outre, ils sont pourvus d'un chondriome avec grains et petits bâtonnets. On en voit souvent un grand nombre situées à l'intérieur de la vacuole et les plus petits possèdent seulement 2 ou 3 chondriosomes au sein d'un cytoplasme homogène.

PIN MARITIME (*Pinus Pinaster*)

Les plantules de Pin maritime sont particulièrement résistantes à l'action de l'acide acétique dilué.

Avec les solutions à 1 % les radicules supportent sans dommage des durées de trempage de 10 et même 15 min. Avec des durées de 20 min. la croissance est arrêtée durablement et l'extrémité de la radicule se nécrose finalement après un certain temps de survie; cependant il peut arriver exceptionnellement d'observer la reprise de la croissance de la radicule qui se montre en excellent état au bout de quelques jours. La durée de 30 min. semble, dans tous les cas, entraîner la nécrose finale des radicules.

Avec les solutions à 1 ‰ les radicules supportent sans dommage des trempages de 2 h. et même 3 h., mais une durée de 4 h. semble produire dans tous les cas une nécrose durable.

Etude cytologique des altérations

Solutions à 1 ‰. — Après des séjours de 1/2 h., 1 h., 1 h. 1/2, 2 h. les radicules ne semblent pas affectées sensiblement. Le chondriome est présent dans toutes les cellules et il ne présente pas de stades de cavulation. Après 3 h. de séjour le chondriome dans les méristèmes apparaît en partie détruit; beaucoup de cellules apparaissent sans chondriome. En s'éloignant du méristème terminal on voit réapparaître les chondriosomes et les plastes; unc bonne distinction entre ces deux sortes d'éléments est généralement possible, même très près du méristème (fig. *e*, Pl. VII). Après 4 h. de séjour nous avons observé l'absence totale du chondriome dans une grande partie du méristème terminal; le cytoplasme, peu chromatique, se montre vacuolisé, mais dépourvu de tout élément chromatique, tandis que le noyau présente une structure très accentuée avec de fortes auréoles périnucléolaires (fig. *a*, Pl. VII). A une certaine distance du point de végétation on voit réapparaître des grains et de petits bâtonnets mitochondriaux, au lieu de mitochondries cavulisées, comme on aurait pu s'y attendre. La destruction du chondriome semble donc, dans le Pin maritime, s'effectuer par un procédé différent de la cavulation habituelle.

Solutions à 1 ‰. — Une durée de 10 min. de séjour ne modifie pas sensiblement l'aspect cytologique des cellules de la radicule lorsqu'on le compare à celui de radicules-témoins. Cependant on peut observer des cellules sans chondriome dans le méristème terminal ainsi que dans les assises de l'écorce externe. Ailleurs, le chondriome est bien représenté par des grains et des bâtonnets et il n'y a pas en général de stades de cavulation.

Une durée de 15 min. entraîne la présence dans le méristème terminal de cellules assez nombreuses dont le chondriome est presque totalement détruit, mais en général, cependant, il demeure de petits granules et des éléments chromatiques, fragments de vésicules ou petites sphères de cavulation à morphologie assez imprécise qu'on doit interpréter comme des débris ou restes de chondriosomes. Dans les cellules proches des tissus nécrosés périphériques s'observent des sortes de réseaux d'altération (fig. *i*, Pl. VII) et assez loin du méristème apical, dans toute la partie axiale des radicules, les cellules renferment des mitochondries granuleuses peu modifiées qui sont libres ou bien manifestent une tendance à donder des amas.

Une durée de 20 min. donne des résultats très remarquables car le chondriome apparaît complètement détruit dans le méristème terminal; le cytoplasme, peu chromatique, se montre tout à fait dépourvu de chondriosomes; il est nécessaire parfois d'observer des cellules assez loin de l'extrémité apical pour retrouver des restes du chondriome encore subsistant. Les noyaux, dans ces méristèmes sans chondriome, se montrent très chromatiques, avec une forte structure et souvent en division. Avec une durée dépassant 20 min. les mêmes caractères se retrouvent, mais le cytoplasme des cellules méristématiques paraît plus abîmé formant des traînées irrégulières d'apparence submicroscopique très finement granuleuse. Il faut s'éloigner du méristème pour trouver des mitochondries reconnaissables (hypertrophiées ou cavulisées). Avec une durée de 30 min. on suit facilement le procédé de destruction des mitochondries qui passent par des stades de vésicules, finalement très estompées, et qui se fondent dans l'ensemble du cytoplasme jusqu'à devenir méconnaissables (fig. *g*, *k*, Pl. VII).

Or, avec les durées de 20 à 30 min. de séjour dans les solutions et retour pendant 24 h. dans l'eau ordinaire les cellules restées vivantes dans le méristème terminal et dans la région axiale des radicules montrent de nouveau un chondriome abondant et particulièrement ténu constitué par des grains, des bâtonnets et de fins filaments (fig. *h*). Souvent il apparaît une bonne distinction entre le chondriome et les plastes amylifères ou non (fig. *h*). Le chondriome, au moins dans le méristème apical, a donc toute l'apparence d'être néoformé. En dehors de la région axiale des cellules restées vivantes et qui ont restauré leur structure, la zone des cellules nécrosées forme un manchon qui se limite par un trait net. Avec une durée de 30 min. les cellules vivantes n'occupent qu'une région relativement étroite et axiale des radicules; on s'explique ainsi que ces radicules ne puissent pas ultérieurement reprendre un développement normal étant donnée l'importance des tissus frappés de destruction. Avec cette durée de 30 min. la restauration des cellules est incomplète dans certain cas et il est possible d'observer, en particulier au contact des cellules nécrosées du pourtour, des cellules qui renferment des formes d'altération du chondriome très curieuses (fig. *i*, Pl. VII) ; il s'agit de longs filaments parfois ramifiés, ayant ou non sur leur trajet de petites vésicules, ou encore se résolvant, sur une partie de leur trajet, en un chapelet de granules; ou bien encore ce sont des vésicules comprimées ou étirées dont la paroi semble se désagréger en grains et en bâtonnets chromatiques.

Avec une durée de 1 h. et après 24 h. de séjour dans l'eau ordinaire les radicules montrent, soit une absence totale de régénération du chondriome, soit parfois une restauration de la structure avec plastes vésiculisés et chondriome très ténu dans les régions les plus éloignées du sommet apical, là où des îlots de cellules vivantes ont pu subsister malgré le traitement sévère encouru (fig. *j*, Pl. VII).

RICIN (*Ricinus communis*)

Nos observations sur les radicules de Ricin ont été moins complètes que pour les plantes précédentes.

Solutions à 1 %. — Ayant observé que les durées de séjour de 8 et 10 min. entraînaient la nécrose des radicules, nous avons employé la dose de 6 min. après quoi nous avons observé que le chondriome était conservé partout dans la radicule, même dans le méristème terminal.

Solutions à 1 ‰. — Un séjour de 30 min. ne détruit pas le chondriome, mais celui-ci est modifié, surtout dans le méristème terminal où des stades de cavulation sont bien observables (fig. *k*, Pl. VII). On observe souvent côte à côte des mitochondries normales et des mitochondries cavulisées.

Ayant doublé la durée (1 h.) nous avons observé, dans le méristème des radicules traitées, de beaux stades de cavulation; les mitochondries cavulisées s'accolent souvent les unes aux autres et forment alors des sortes de réseaux (fig. *o*, Pl. VII). Il semble que dans le méristème terminal une partie des mitochondries aient disparu car les éléments cavulisés qui demeurent sont souvent peu nombreux. L'étude de ces radicules, non plus immédiatement, mais après 24 h. de retour dans l'eau ordinaire, montre un chondriome abondant partout, avec quelques anomalies comme la formation d'*amas* caractéristiques groupant de nombreuses mitochondries granuleuses. Dans les cellules adultes beaucoup de grains d'amidon, simples ou composés, se reconnaissent à leur réfringence particulière, mais l'écorce plastidaire semble manquer ou ne pas se colorer suffisamment. On peut se demander si ces grains d'amidon, qui forment parfois de grands rassemblements disposés côte à côte, n'ont pas été libérés de leur plaste à la suite de la vésiculisation de ce dernier.

La durée de 1 h. 1/2, enfin, nous a permis d'obtenir, dans les radicules, la destruction plus ou moins complète du chondriome dans le méristème terminal. Les cellules peuvent avoir un cytoplasme peu chromatique criblé de petites vacuoles et sans aucune mitochondrie. Les cellules, non plasmolysées, ont l'apparence d'être en bon état et à quelque distance du méristème terminal on voit réapparaître des mitochondries cavulisées nombreuses. Si au lieu de fixer immédiatement, on fixe les radicules après 24 h. de retour dans les conditions ordinaires, il existe un chondriome partout surtout à l'état de mitochondries granuleuses (fig. *m*, Pl. VII).

COURGE GIRAUMON

Les plantules étudiées étaient jeunes avec un pivot atteignant 2 cm. de longueur en moyenne et dépourvues encore de radicelles sinon à l'état d'ébauches à l'intérieur des tissus.

Nous avons employé les deux solutions d'acide acétique habituelles. Or, avec les solutions à 1 %, une durée d'immersion de 5 min. est bien supportée en général : les cas de nécrose entraînée par cette application sont rares. Avec une durée de 7 min., au contraire, il se produit un arrêt de croissance durable des radicules et comme les radicelles les plus proches du sommet ne s'allongent pas, il en résulte des bosselures et l'extrémité de la radicule prend une apparence tuméfiée ; l'extrémité de la radicule peut encore montrer des cassures et des distorsions dans l'écorce qui se détache par plaques. Finalement il se fait un développement de radicelles sur l'hypocotyle, tandis que la radicule demeure sans s'accroître, mais on peut supposer que cette extrémité radiculaire manifeste une certaine survie, car elle demeure turgescente, au moins pendant quelques jours et ne se détruit que lentement.

Avec l'acide acétique à 1 ‰ une durée d'immersion de 30 min. semble, dans la plupart des cas, compatible non seulement avec la survie des radicules, mais encore avec la reprise de leur croissance momentanément inhibée. Une durée de 50 min., par contre, permet très rarement la reprise d'une croissance normale : les radicules toutefois demeurent fermes et elles ne se nécrosent pas immédiatement ; elles jaunissent, se tuméfient, prolifèrent quelquefois tardivement une ou deux radicelles de second ordre ; finalement elles sont remplacées par des radicelles à forte croissance nées plus haut. Les mêmes résultats ont été obtenus avec des durées de 55 min., une heure, une heure dix.

L'étude cytologique des radicules traitées par l'acide acétique confirme les données précédentes. Ainsi, dans le cas de l'acide à 1 %, la durée d'immersion de 5 min. nous a montré, après fixation immédiate ou après 1/2 h., l'absence de chondriome dans le méristème terminal et surtout (fig. A, Pl. VIII), dans les massifs initiaux correspondant aux ébauches radi-

cellaires développées de très bonne heure chez la Courge. Les mitochondries font défaut dans ces massifs de cellules jeunes, alors que des chondriosomes sont conservés ailleurs sous des formes d'altération diverses (cavulation).

Après 24 h. le chondriome est abondant et tout à fait normal dans toutes les parties de la radicule et en particulier dans le méristème terminal et dans le méristème des ébauches radicellaires. Le chondriome est surtout formé de mitochondries granuleuses avec des bâtonnets et de petits filaments.

Une durée d'immersion de 7 min. nous a donné les mêmes résultats : c'est-à-dire destruction du chondriome dans les cellules méristématiques puis restauration de ce chondriome après 24 h. dans ces mêmes cellules. La seule anomalie observée après 24 h. consiste en des *amas mitochondriaux* souvent très remarquables (fig. B, Pl. VIII), particulièrement dans les méristèmes. Même avec une durée d'immersion de 19 min. nous avons observé après 24 h. la restauration du chondriome dans les méristèmes. Ce chondriome de néoformation est très ténu et formé surtout de mitochondries granuleuses. En raison de l'état nécrotique d'une partie du méristème terminal et de la destruction d'un manchon important de cellules radiculaires corticales on s'explique que ces radicules aient subi un arrêt de croissance et qu'elles demeurent incapables de se développer ultérieurement.

Solutions à 1 ‰. — Une durée de trempage de 20 min. ne détruit pas le chondriome dans les méristèmes : cependant celui-ci est le plus souvent fortement altéré par hypertrophie des mitochondries ou cavulation (fig. E, Pl. VIII).

La durée de 30 min. est très intéressante à considérer car, dans un assez grand nombre de cas, elle amène la destruction complète du chondriome dans le méristème terminal et aussi dans les méristèmes des ébauches radicellaires. Après avoir obtenu ce résultat dans plusieurs radicules nous pensions pouvoir généraliser ; néanmoins, en multipliant les essais, nous avons constaté qu'il y avait des différences individuelles et il est certain que la perméabilité varie, en particulier avec l'âge des radicules ; d'autre part, il n'est pas possible d'opérer avec des radicules rigoureusement comparables. Lorsque le chondriome est détruit dans les cellules

méristématiques, l'aspect des cellules est remarquable : le cytoplasme peu chromatique, criblé de petites vacuoles, est absolument dépourvu de tout élément figuré chromatique pouvant être rapporté à des restes du chondriome ou du plastidome détruit (fig. F) ; on croirait se trouver en présence d'une fixation Navaschine ou Bouin ; or, si l'on s'éloigne du méristème, les mitochondries réapparaissent, ce qui montre bien que la fixation ou la coloration ne sont pas en cause, mais que le chondriome a été détruit par l'immersion préalable dans l'acide acétique dilué.

Cette destruction du chondriome il est facile de la suivre et de constater comment les mitochondries après s'être transformées en vésicules à paroi mince (fig. J) disparaissent peu à peu, devenant de moins en moins chromatiques, de sorte qu'elles finissent par se confondre avec des alvéoles cytoplasmiques.

Afin d'être sûr de détruire le chondriome nous avons traité des radicules 45 min., 50 min., 1 h. ou 1h. 1/2, par l'acide acétique au millième. Dans tous les cas nous avons observé l'absence du chondriome dans les radicules immédiatement (ou peu de temps) après ce traitement (fig. M). Si les radicules sont fixées après 24 h. de retour dans l'eau ordinaire il existe, par contre, un chondriome constant dans les méristèmes et d'une manière générale dans toute la partie axiale restée vivante des radicules (fig. K, Pl. VIII). Dans le cas d'un séjour d'une heure, la partie demeurée vivante, après 24 h., se réduit à une partie du méristème terminal, aux ébauches radicellaires et au cylindre central (plérome). Une grande partie du périblème, sinon la totalité, est frappée de nécrose et forme un manchon important de cellules mortes La distinction entre cellules vivantes et cellules mortes ne donne prise à aucune ambiguïté. La région axiale de cellules vivantes devient réduite à l'extrême avec des durées de trempage de 1 h. 1/2 et les méristèmes des ébauches radicellaires ne rétablissent pas leur vitalité : elles se montrent constituées de cellules à contenu contracté et les mitochondries n'ont pas réapparu. Dans les cellules demeurées vivantes (zone axiale) le chondriome se montre abondant, très ténu, formé de grains, de bâtonnets et de filaments (fig. O, Pl. VIII).

La restauration du chondriome dans les radicules ayant

subi l'immersion dans l'acide au millième pendant trois quarts d'heures ou une heure, s'accompagne d'altérations remarquables dans certains cas. Dans le méristème terminal et dans les méristèmes de radicelles le chondriome apparaît le plus souvent normal avec grains et bâtonnets souvent ténus. Il s'agit très évidemment d'un chondriome de néoformation puisqu'il se montre dans des cellules que nous savons avoir été privées antérieurement de mitochondries. Mais dans les cellules adultes corticales ou médullaires où le chondriome à ce que l'on peut supposer, avait été conservé sous différentes formes d'altérations (cavulation ou vésiculisation), ces modifications se retrouvent amplifiées à la suite du retour dans les conditions normales sous l'influence sans doute de la cyclose et de la reprise de l'activité cellulaire (fig. L, Pl. VIII).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dans l'étude du chondriome chez diverses radicules nous avons vu que l'acide acétique, employé à des doses convenables et agissant pendant un temps donné, pouvait détruire complètement les mitochondries dans les cellules de méristème sans enlever à ces cellules la faculté de survivre. Ainsi la destruction d'un élément important du cytoplasme n'entraîne pas nécessairement la nécrose de ce même cytoplasme. Bien mieux le chondriome au bout de quelque temps est régénéré. Il va sans dire que, au moment où nous avons entrepris ces recherches nous n'escomptions en aucune manière un résultat aussi net. Sans doute nous savions que l'acide acétique avait un effet destructeur sur le chondriome comme l'avaient montré les études vitales sur les poils de Courge, mais il était difficile de supposer que l'acide acétique dilué était capable de « nettoyer » complètement les cellules de méristème de leur chondriome sans laisser finalement la moindre trace cytologiquement reconnaissable de ces mitochondries. Le résultat était complètement inattendu.

Si nous nous reportons aux phénomènes que nous avons décrits dans les poils de Courge sous l'action de l'acide acétique dilué nous voyons que le stade final observable d'une

mitochondrie altérée est une vésicule à parois minces et presque à la limite de la visibilité. Ces vésicules, à l'intérieur d'un cytoplasme resté vivant, disparaissent finalement par une lyse progressive. Mais dans les régions les plus altérées de la cellule, régions que l'on peut qualifier de subnécrotiques, on observe d'autres images où les vésicules mitochondriales interviennent ; il s'agit de zones d'apparence spumeuse où les alvéoles sont formées par des vésicules cytoplasmiques et mitochondriales associées, sans qu'il soit possible de faire une distinction entre elles au point de vue de leur origine. Dans ces régions subnécrotiques de la cellule les vésicules mitochondriales semblent donc avoir un sort différent de celui qui est le leur, là où le cytoplasme a conservé ou a repris sa vitalité.

Dans l'étude que nous avons faite des cellules altérées, mais capables de reprendre leur vitalité, l'état du cytoplasme devenu alvéolaire ou dessinant un réseau avec la participation des vésicules mitochondriales nous a toujours paru incompatible avec la survie. C'est pourquoi, comme nous l'avons indiqué dans l'introduction de ce Mémoire, nous avons émis des doutes sur la possibilité de restauration de certaines cellules figurées par M. Buvat, dont le cytoplasme se présentait, après fixation et coloration, sous forme de réseau alvéolaire englobant des mitochondries vésiculisées et nettement hyperchromatique. C'est en effet, en cet état, très probablement, que les cellules de Courge à cytoplasme alvéolaire, incapables de survie, repérées dans l'observation vitale, se présenteraient après fixation et coloration. Cependant si, dans les cellules de Courge, une partie suffisamment importante du cytoplasme est demeurée limpide, la survie n'est pas impossible. Nous pensons donc que dans les préparations fixées et colorées, l'existence d'un réseau cytoplasmique alvéolaire hyperchromatique peut encore être compatible, à la rigueur, avec une restauration cellulaire, à condition que l'importance de ce réseau soit limitée et qu'il demeure suffisamment de cytoplasme hyalin pour permettre la survie cellulaire.

Or, dans les méristèmes radiculaires étudiés dans le présent Mémoire, le chondriome se trouve détruit par l'acide acétique dilué sans que le cytoplasme prenne à aucun moment, même partiellement, l'état d'un réseau alvéolaire

hyperchromatique. C'est là, assurément, un résultat remarquable et si les cellules de méristème radiculaire ainsi traitées pouvaient être examinées vitalement, il est probable qu'on leur trouverait un cytoplasme encore hyalin et dépourvu de réticulum alvéolaire.

Il n'en est pas de même dans les tissus périphériques des radicules et surtout dans les cellules corticales les premières atteintes par le réactif et les premières par conséquent, en général, à se nécroser. Nous avons vu que, dans une racine ayant subi une action prolongée de l'acide acétique, seule une région axiale correspondant au plérome peut avoir conservé les caractères de cellules destinées à survivre, tandis que le reste des tissus extérieurs (calyptrogène, périblème) manifeste l'apparence de cellules nécrosées et se trouve, en fait, constitué de cellules mortes, ou mourantes, incapables de restauration. Or, ces dernières cellules, après fixation et coloration, ont ordinairement les caractères suivants : elles ont un protoplasme contracté ou plasmolysé ; leur cytoplasme constitue un réseau grossier ou des traînées irrégulières se colorant fortement par l'hématoxyline ; leur noyau est déformé, avec une structure accentué et fortement chromatique.

Nous ne savons pas exactement pourquoi les cellules nécrosées ou mourantes se signalent par leur cytoplasme anormalement chromatique. Sans doute la mort du cytoplasme doit-elle être comprise comme s'accompagnant de transformations chimiques qui démasquent des substances chromophiles du type des nucléoprotéides. Dans le cas de la fixation rapide de cellules vivantes ces substances n'ont pas le temps de se former et le cytoplasme demeure achromatique et sans structure bien définie : on dit que la fixation a été bonne et il est clair que le fixateur a saisi, sans le modifier considérablement, le cytoplasme de la cellule vivante.

Dans cette étude sur les radicules nous avons donc rencontré deux manières de se comporter des cellules sous l'action de l'acide acétique et en rapport avec la destruction de leur chondriome : dans les cellules de méristème (plérome) nous avons observé la destruction du chondriome, souvent totale, sans formation de cytoplasme alvéolaire et de réticulum hyperchromatique au sein du cytoplasme; les cellules d'autre part demeurent vivantes; dans la plupart des cellules péri-

phériques, au contraire, la destruction du chondriome apparaît souvent incomplète et des vésicules nées de la cavulation des mitochondries s'unissent à des alvéoles cytoplasmiques pour constituer un réseau irrégulier hyperchromatique : les cellules dans ce cas apparaissent nécrosées, alors même que des restes de leur chondriome peuvent demeurer reconnaissables.

En résumé, nous voyons par l'étude des radicules qu'il y a deux modes de destruction du chondriome : dans les méristèmes la destruction peut être rapide ; les stades intermédiaires peuvent passer inaperçus et la destruction est totale sans résidus ; dans les cellules corticales adultes il n'en est pas tout à fait de même et le chondriome peut donner lieu à des réseaux formés par confluence d'alvéoles ; d'autre part, une cellule dont le cytoplasme a pris l'apparence d'un réseau uni avec la substance du chondriome ne semble pas capable de régénérer ; les figures que nous obtenons sont un peu analogues à celles déjà citées dans le Mémoire de M. Buvat sur la Chicorée, mais contrairement à l'opinion de cet auteur nous ne pensons pas que les cellules ainsi modifiées soient susceptibles de restauration. A la limite toutefois des zones nécrosées il est possible de trouver des cellules dont le cytoplasme aura subi seulement un début de transformation en réseau et l'étude de la restauration de telles cellules ne manque pas d'être intéressante. C'est ce dont nous allons parler maintenant.

Comme nous venons de le dire la formation de réseaux cytoplasmiques très chromatiques sous l'influence de l'acide acétique dilué n'est pas rare dans les cellules des assises superficielles de la radicule et de l'hypocotyle. Après fixation et coloration ces réseaux apparaissent souvent avec une admirable netteté (fig. M, Pl. VI) ; l'apparence est souvent celle d'un nid d'abeille très régulier et le chondriome n'est plus reconnaissable ; toutefois, en se rapprochant de la zone axiale, on rencontre des cellules avec des débuts de réseau et la présence conservée de mitochondries plus ou moins déformées. De telles cellules sont sans doute susceptibles de survivre et nous avons recherché si leurs mitochondries pouvaient se régénérer aux dépens des figures d'altération, en particulier les réseaux mitochondriaux qui auraient subsisté. On sait, en effet, que M. Buvat a décrit des phénomènes de restauration

des mitochondries à partir de tels réseaux : ceux-ci se dissocient puis se fragmentent en petits bâtonnets puis en granules distincts. Malgré des observations attentives nous n'avons pas pu obtenir une confirmation de ces faits : lorsque des mitochondries réapparaissent elles le font indépendamment du réseau chromatique cytoplasmique ; nous avons vu des figures très nettes qui ne laissent aucun doute sur ce point ; cependant, dans certains cas, assez rares nous avons vu des formes d'altération du chondriome, non plus à l'état de réseaux importants, mais constitués par de longs filaments, des vésicules chromatiques ou des fragments réticulés, se transformer en des chapelets de grains ou de bâtonnets chromatiques. Nous n'excluons donc pas absolument la possibilité d'une régénération du chondriome, dans certaines cellules, aux dépens de certains reliquats mitochondriaux conservés, mais le phénomène doit être extrêmement rare dans notre matériel d'étude et il ne s'applique sûrement qu'à certains cas exceptionnels.

Formes d'altération des mitochondries

L'étude vitale nous a appris que les mitochondries en s'altérant subissent successivement une hypertrophie, une cavulation, enfin une transformation en vésicules ; les vésicules en s'accolant les unes aux autres peuvent contribuer à la formation d'un cytoplasme alvéolaire, ou bien les vésicules mitochondriales très dilatées peuvent subir une lyse progressive et se détruire complètement sans laisser de traces.

Dans les préparations fixées de radicules ayant subi l'action de l'acide acétique dilué il est facile en général de retrouver dans les cellules cette série d'états du chondriome, cependant, comme nous l'avons vu, la destruction du chondriome dans les méristèmes peut être tellement rapide qu'il n'est pas possible toujours de saisir les termes de passage énumérés plus haut. Les mitochondries hypertrophiées ou cavulisées sont les plus faciles à mettre en évidence, mais il n'en est pas de même bien souvent pour le stade de vésiculisation. Dans le stade qui précède la disparition du chondriome on voit souvent les mitochondries cavulisées s'accoler les unes aux autres de façon à constituer des sortes de pseudo réseaux

par accolement (fig. *g*, Pl. VI et *o*, Pl. VII). Il est fréquent encore, au stade de l'hypertrophie du chondriome, de voir les mitochondries se grouper dans la cellule en amas caractéristiques.

Le stade de vésiculisation s'observe plus fréquemment non dans le méristème terminal proprement dit (massif initial), mais dans des cellules déjà différenciées soit du plérome, soit du périblème : c'est souvent le cas pour les cellules allongées procambiales ou les cellules corticales de l'hypocotyle. Les formes d'altération du chondriome se présentent alors, non seulement comme des vésicules parfois de grande taille, mais encore très souvent sous l'aspect de longs filaments souples ou ramifiés, homogènes ou moniliformes (fig. *i*, Pl. VII). Les vésicules qui sont simples ou plus ou moins déformées ou contournées (par exemple en figure de huit), possèdent sur leur pourtour un liséré chromatique ; cette écorce colorable tend à devenir de moins en moins visible à mesure que la vésicule prend de l'importance et finalement il arrive qu'il ne soit plus possible de distinguer les vésicules mitochondriales de simples alvéoles du cytoplasme achromatique. Cette évolution des vésicules mitochondriales s'observe principalement au cours de la restauration cellulaire et elle s'accompagne le plus souvent de l'apparition au sein du cytoplasme de mitochondries de néoformation.

Les vésicules mitochondriales, avec leurs formes souvent bizarres, sont souvent accompagnées de filaments parfois très longs et très chromatiques. Ces filaments sont porteurs généralement d'une ou plusieurs vésicules soit en position terminale soit en situation intercalaire (fig. L, Pl. VIII). La formation de très longs filaments fortement chromatiques pose évidemment un problème. On sait que M. Buvat, en présence de formations analogues, a supposé que de longs filaments mitochondriaux pouvaient naître de la mise bout à bout d'un grand nombre de chondriosomes en bâtonnets, mais nous demeurons sceptiques au sujet de cette explication; pour notre part, nous n'avons jamais rien noté qui puisse être en faveur d'une telle origine pour les longs chondriocontes observés dans certaines préparations. Il est probable que ces longs filaments mitochondriaux peuvent résulter de l'étirement considérable de chondriosomes ordinaires accompagné d'un accroissement de la substance même du chondriosome.

La question des plastes dans les radicules

Dans les radicules nous trouvons à la fois des mitochondries et des plastes plus ou moins différenciés dans les différents tissus. Dans certaines plantes comme le Lupin et le Pin maritime les plastes sont déjà identifiables dans les cellules très jeunes et presque dans le massif initial lui-même en raison de leur taille plus grande que celle des chondriosomes qui coexistent avec eux, mais, dans la plupart des radicules, la distinction contre le plastidome et le chondriome se manifeste plus tardivement et parfois seulement lorsque les leucoplastes, élaborant de petits grains d'amidon, sont devenus des amyloplastes.

L'acide acétique dilué, dans certaines conditions, détruit, comme nous l'avons vu, dans les points de végétation des radicules non seulement les mitochondries, mais encore les *primordia* des plastes : en effet, certaines doses d'acide acétique détruisent tous les éléments figurés du cytoplasme dans les méristèmes sans distinction. Il arrive assez souvent cependant que dans certaines parties du méristème des éléments chromatiques sont conservés et rien n'empêche de supposer qu'il s'agit de petits leucoplastes, mais la preuve d'un fait de ce genre n'est pas particulièrement facile à administrer. Par contre, si l'on est en présence de petits amyloplastes, il devient facile d'étudier leur comportement en présence d'acide acétique dilué et de suivre leurs transformations éventuelles.

Les transformations qui affectent les amyloplastes dans les radicules sont comparables à celles que nous avons décrites autrefois dans les petits chloroplastes amylifères des poils de Courge : les plastes se vésiculisent tandis qu'au sein des vésicules formées s'observent de petits grains d'amidon ; si la vésiculisation devient trop accentuée les grains d'amidon peuvent être libérés et la partie chromatique de l'amyloplaste demeure à l'intérieur du cytoplasme sous forme d'un bâtonnet arqué facile à confondre avec un chondriosome. La partie chromatique de l'amyloplaste s'étire plus rarement en un filament comme nous avons vu que c'était souvent le cas pour les chloroplastes des poils de Courge (fig. *o*, Pl. IV).

La question d'une régénération du plastidome

Etant donné que notre méthode de destruction du chondriome par l'acide acétique dilué s'applique également aux petits leucoplastes des méristèmes on peut se demander si ces leucoplastes, après avoir été détruits dans des cellules capables de survie, ne seraient pas capables d'être régénérés au même titre que les mitochondries. La question est délicate car, dans les cellules où le chondriome est apparemment rétabli par néoformation, il n'est pas facile de savoir si des plastes sont capables de s'y différencier. En effet, les cellules de méristème à chondriome restauré n'ont probablement pas, d'une manière générale, une vitalité suffisante pour se développer ultérieurement et donner naissance à des tissus différenciés où l'on pourrait observer des amyloplastes. Le fait n'est pas impossible, mais jusqu'à présent, nous n'avons pas été en mesure de le prouver. Un exemple qui semble *a priori* favorable est celui des jeunes plantules de Courge dont les îlots de méristème, dans les radicules, peuvent être privés de leurs éléments cytoplasmiques qui sont ensuite régénérés. Or ces îlots de méristème correspondent à des ébauches de futures radicelles et ces radicelles une fois développées ne manquent pas d'élaborer de multiples grains d'amidon au sein de petits amyloplastes. S'il était possible de prouver que des radicelles développées aux dépens d'îlots méristématiques à chondriome et à plastidome détruits sont capables de croître normalement et d'élaborer de l'amidon dans des amyloplastes, il serait possible d'affirmer que le plastidome comme le chondriome se régénèrent au sein du cytoplasme ; pour ceux qui voient dans les plastes une simple variété de chondriosomes il serait encore plus simple, dans ce cas, d'attribuer la formation des amyloplastes de ces radicelles à la différenciation de certains chondriosomes.

Malheureusement le traitement par l'acide acétique dilué qui détruit chondriome et plastidome dans le point de végétation des radicules produit également un arrêt de développement de ce point de végétation et il en est de même pour les ébauches radicellaires qui sont situées le plus près du sommet de ces radicules. Il y a bien survie cellulaire avec

régénération du chondriome, mais le développement est arrêté. Les radicelles qui, au bout de quelques jours, se développent à une certaine distance du sommet de la radicule et au niveau de l'hypocotyle sont toutes normales et remplies d'amyloplastes, mais il est permis de penser qu'elles ont pris naissance aux dépens d'ébauches où des leucoplastes et des chondriosomes avaient subsisté. Le problème cependant demeure posé et il nous paraît intéressant au point de vue de la cytologie générale, car rien n'empêche d'admettre que sur des exemples favorables il ne puisse pas être résolu. Ainsi ce problème de l'origine des plastes, si controversé, nous paraît de nature à pouvoir être abordé, non plus par la simple observation, mais par la voie expérimentale. Nous comptons y revenir un jour en y consacrant toute l'attention voulue. Il nous suffit pour l'instant d'avoir montré comment le but pouvait être atteint.

BIBLIOGRAPHIE

Buvat (R.). — Recherches sur les effets cytologiques de l'eau. *Rev. de Cytol.*, 1948, **10**, 5-39.

— Monographie cytologique des cultures des tissus de Chicorée. *Ibid.*, 53-80.

Dangeard (P.). — Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. *Le Botaniste*, 1940-42, **31**, 189-288.

— Remarques. *Le Botaniste*, 1949, **34**, 382.

— Sur la destruction du chondriome dans les méristèmes radiculaires et sur la possibilité de sa restauration. *C. R. Ac. Sc.*, 1950, **230**, 27-29.

— Nouvelles observations sur la régénération du chondriome dans les radicules. *Ibid.*, 496-498.

Dangeard (P.) et de Puytorac. — Sur l'action comparée de l'acide acétique dilué et de l'eau sur le chondriome de la cellule végétale. *C. R. Ac. Sc.*, 1949, **228**, 1908.

Gautheret (J.). — *La Cellule*, Paris, 1949.

PLANCHE IV

Lupin blanc, Regaud, hématoxyline.

a. — Cellule de méristème apical d'une radicule non traitée avec chondriome abondant.

b. — Plastes amylifères et chondriosomes (radicule-témoin).

c. — Chondriome avec filaments moniliformes, vésicules, bâtonnets, dans le faisceau procambial (radicule-témoin).

d. — Chondriome avec bâtonnets et filaments très ténus d'une cellule corticale (radicule-témoin).

e. — Deux cellules du méristème apical avec stades de cavulation du chondriome (15 m. acét. 1 p. 100, eau 1 h.).

f. — Cellule de la région corticale avec mitochondries cavulées (mêmes conditions).

g. — Plastes amylifères plus ou moins altérés dans le parenchyme cortical (mêmes conditions).

h. — Cellule corticale de l'hypocotyle avec chondriome très ténu apparemment néoformé (mêmes conditions, mais après séjour dans l'eau 24 h.).

i. — Cellule procambiale avec chondriome très ténu de néoformation (même préparation que *h*).

j. — Cellule de méristème terminal avec chondriome très ténu (20 m. acét. 1 p. 100, eau 24 h.).

k. — Formes d'altération du chondriome et termes de passage avec un reticulum (2 h. acét. 1 p. 1.000, eau 1 h. 30).

l. — Cellules de méristème apical avec chondriome détruit (2 h. 15 acét. 1 p. 1.000, eau 15 m.).

m. — Cellule corticale avec stades de cavulation et vésiculisation du chondriome (2 h. acét. 1 p. 1.000, eau 1 h. 30).

n. — Cellule corticale différenciée avec plastes amylifères altérés et mitochondries granuleuses (2 h. acét. 1 p. 1.000, eau 24 h.).

o. — Formes d'altération des plastes amylifères et des chondriosomes (mêmes conditions).

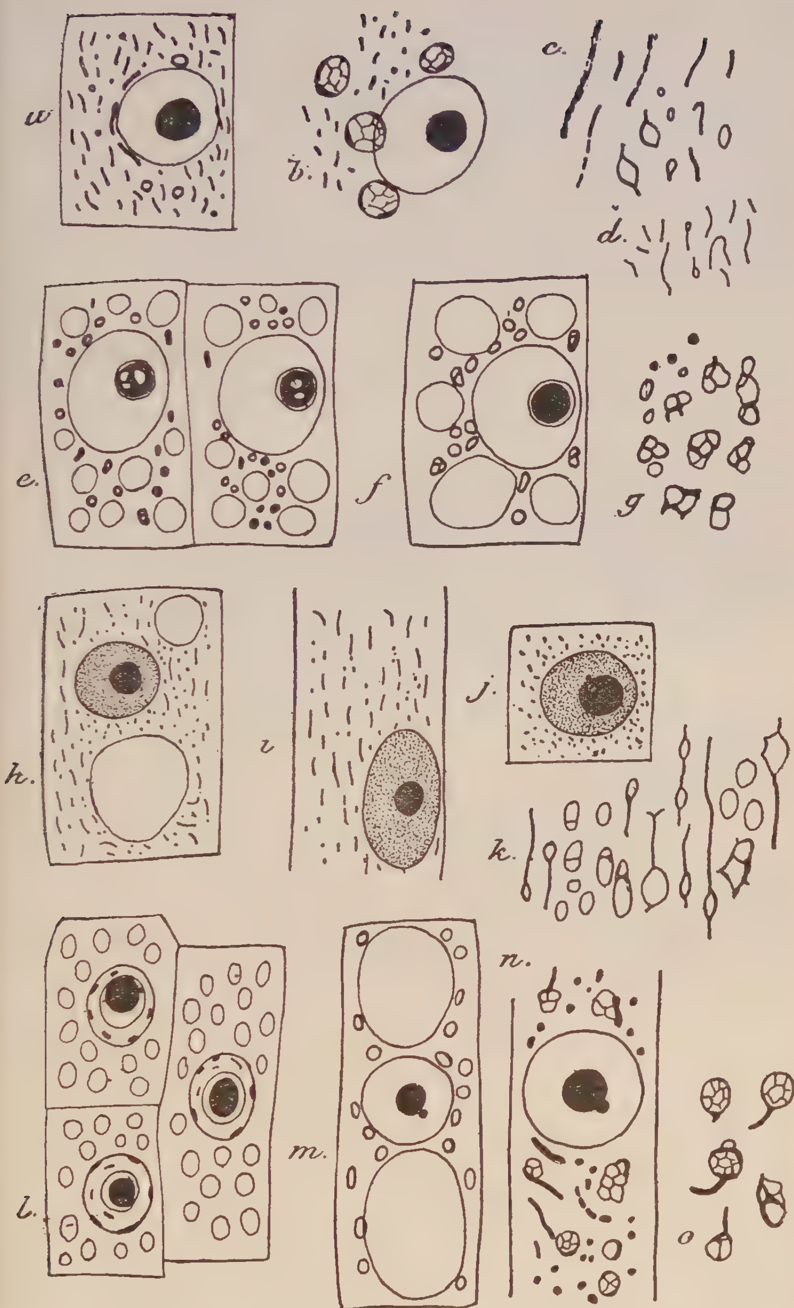

a
b.
c.
d.
e.
f
g
h.
i
j.
k.
l.
m.
n.
o

PLANCHE V

Haricot, Regaud, hématoxyline.

A. — Cellule corticale de l'hypoc., sans chondriome (6 m. acét. 1 p. 100, eau 1 h.).

B. — Cellule corticale, mêmes conditions avec cavulation du chondriome.

C. et D. — Exemples du chondriome dans le méristème et dans les cellules différenciées (mêmes conditions que plus haut mais après 24 h. dans l'eau).

E. — Cellule proche du méristème terminal (6 m. acét. 1 p. 100, 2 j. eau).

F. — Cellule proche du méristème (10 m. acét. 1 p. 100, eau 24 h.).

G. — Deux cellules du méristème avec chondriome détruit (30 m. acét. 1 p. 1.000, eau 1/2 h.).

H. — Deux cellules du méristème avec chondriome abondant, apparemment néoformé (mêmes conditions que plus haut mais après 24 h.).

I. — Deux cellules procambiales avec longs filaments (mêmes conditions).

J. — Cellule corticale avec stades de la cavulation des mitochondries (45 m acét. 1 p. 1.000, eau 1/2 h.).

K. — Cellule de méristème terminal avec beau chondriome très ténu (60 m. acét. 1 p. 1.000, eau 3 j.).

L. — Chondriome du méristème, abondant et ténu (55 m. acét. 1 p. 1.000, 2 j. eau).

M. — Chondriome de cellule corticale de l'hypoc. (mêmes conditions).

N. — Cellule allongée du faisceau procambial avec mitochondries normales et mitochondries cavulées (mêmes conditions).

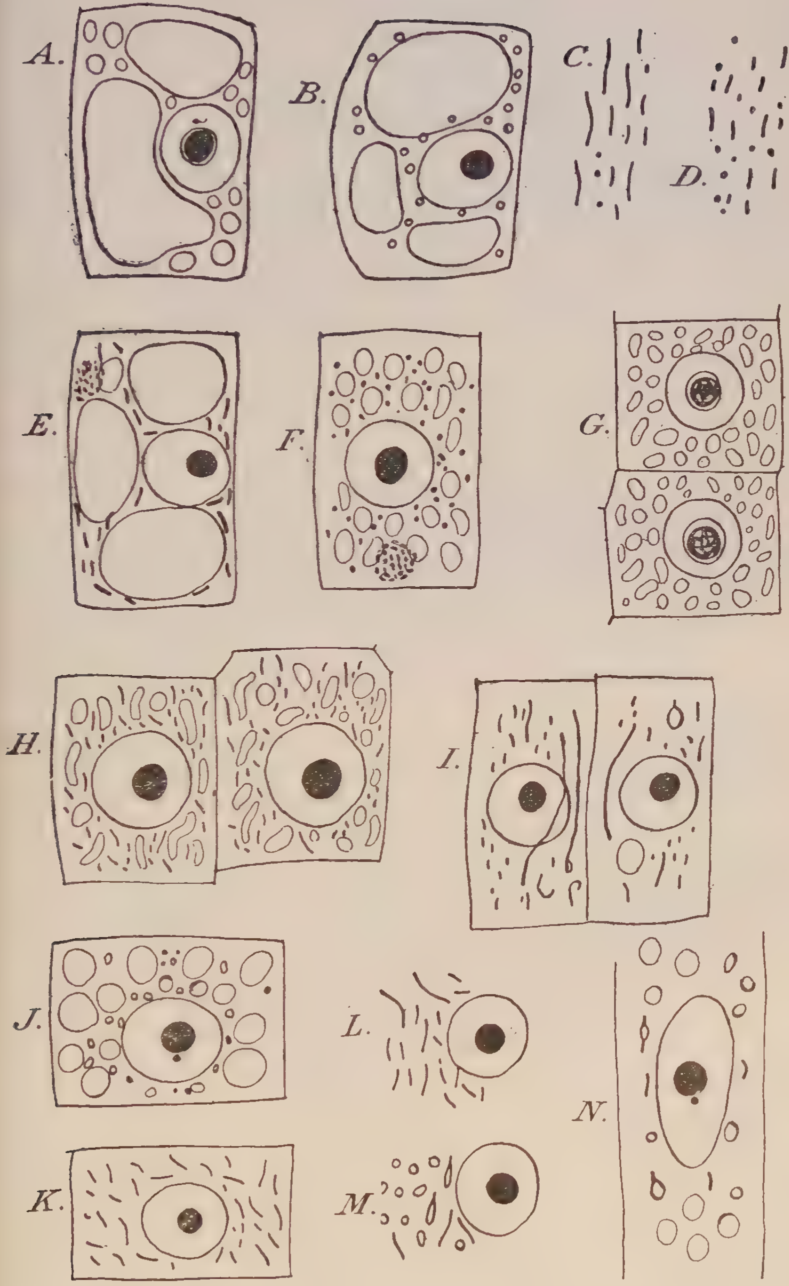

A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.

PLANCHE VI

Pois, Regaud, hématoxyline.

A. — Formes d'altération du chondriome accompagnées de mitochondries normales de néoformation, dans les cellules vivantes au contact des cellules nécrosées (12 m. acét. 1 p. 100, eau 24 h.).

B. — Cellule corticale avec vésicules mitochondriales et mitochondries de néoformation (mêmes conditions).

C. — Cellule avec chondriome de néoformation très ténu (mêmes conditions).

D. — Cellule de la région procambiale avec formes de cavulation du chondriome (60 m. acét. 1 p. 1.000, eau 1/2 h.).

E. — Cellule de méristème terminal (60 m. acét. 1 p. 1.000, eau 24 h.).

F. — Cellule différenciée avec chondriome très ténu, apparemment néoformé (mêmes conditions).

G. — Cellule de méristème avec cavulation du chondriome et pseudo-réseaux (60 m. acét. 1 p. 1.000, 1/2 h. eau).

H. — Chondriome de la région procambiale avec vésicules évanescentes et longs filaments (mêmes conditions).

I. — Cellule différenciée avec stades de cavulation du chondriome et pseudo-réseaux (2 h. 1 p. 1.000 acét., eau 1 h.).

J. — Cellule de méristème vasculaire avec chondriome très ténu apparemment néoformé (mêmes conditions, mais après 24 h. eau).

K. — Formes d'altération du chondriome dans les cellules proches du méristème (mêmes conditions).

L. — Cellule différenciée avec chondriome normal apparemment néoformé, boules cytoplasmiques dans la vacuole (mêmes conditions).

M. — Réseaux cytoplasmiques dérivant du chondriome altéré dans des cellules nécrotiques (mêmes conditions).

N. — Boules cytoplasmiques avec chondriosomes intravacuolaires provenant d'une cellule à grande vacuole (mêmes conditions).

O. — Cellule de méristème avec chondriome détruit (2 h. 10 acét. 1 p. 1.000, eau 1 h.).

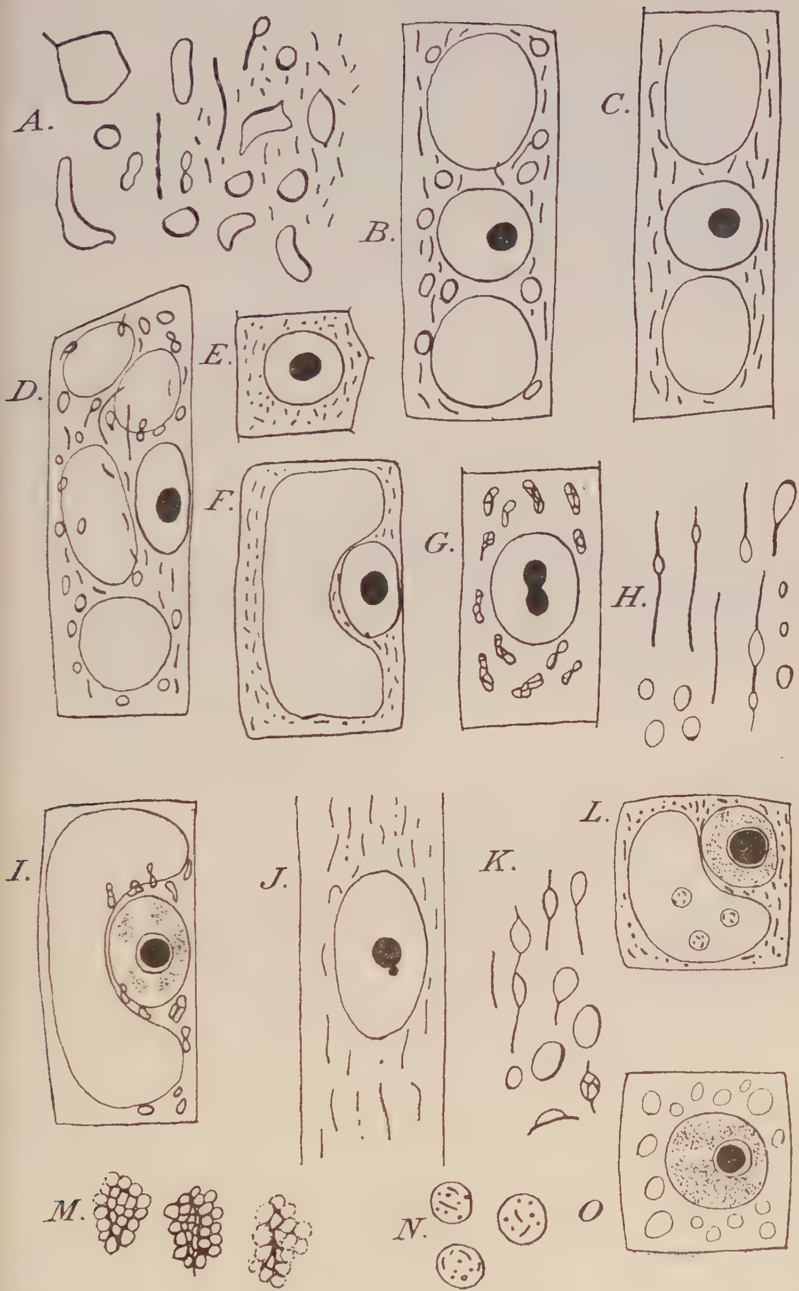

A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.
O

PLANCHE VII

a-j, Pin maritime ; *k-o*, Ricin ; Regaud, hémat.

a. — Cellule de méristème avec noyau à structure accentuée, cytoplasme sans chondriome (4 h. 1 p. 1.000 acét., 1 h. eau).

b. — Cellule corticale hypocot. avec mitochondries conservées (même préparation).

c. — Cellule de méristème, mêmes conditions que plus haut, mais après 24 h. dans l'eau : le chondriome est très abondant.

d. — Plastes et mitochondries dans une cellule différenciée (mêmes conditions qu'en *c*).

e. — Partie centrale d'une cellule allongée montrant une nette distinction entre plastes et mitochondries (mêmes conditions qu'en *c*).

f. — Formes bizarres des plastes dans certaines cellules (même préparation).

g. — Cellule de méristème, noyau à structure accentuée, restes à peine visibles du chondriome (30 m. 1 p. 100 acét., eau 1/2 h.).

h. — Cellule allongée du méristème latéral (mêmes conditions mais après 24 h. eau), mitochondries et plastes.

i. — Formes d'altération des chondriosomes et des plastes observées dans les cellules corticales périphériques au contact des cellules nécrosées ; à droite, chondriosomes de néoformation (mêmes conditions qu'en *h*).

j. — Cellule différenciée avec plastes et chondriosomes de néoformation très ténus (60 m., 1 p. 100 acét., eau 24 h.).

k. — Cellule de méristème : cavulation des mitochondries (30 m., 1 p. 100 acét.).

l. — Noyau entouré de plastes amylifères et de chondriosomes (1 h. 30, acét. 1 p. 1.000, eau 24 h.).

m. — Cellule de méristème, mêmes conditions.

n. — Réseau chromatique cytoplasmique et chondriosomes de néoformation indépendants, mêmes conditions.

o. — Cellule de méristème âgée : cavulation et accolement des chondriosomes en pseudo-réseaux (30 m., 1 p. 100 acét.).

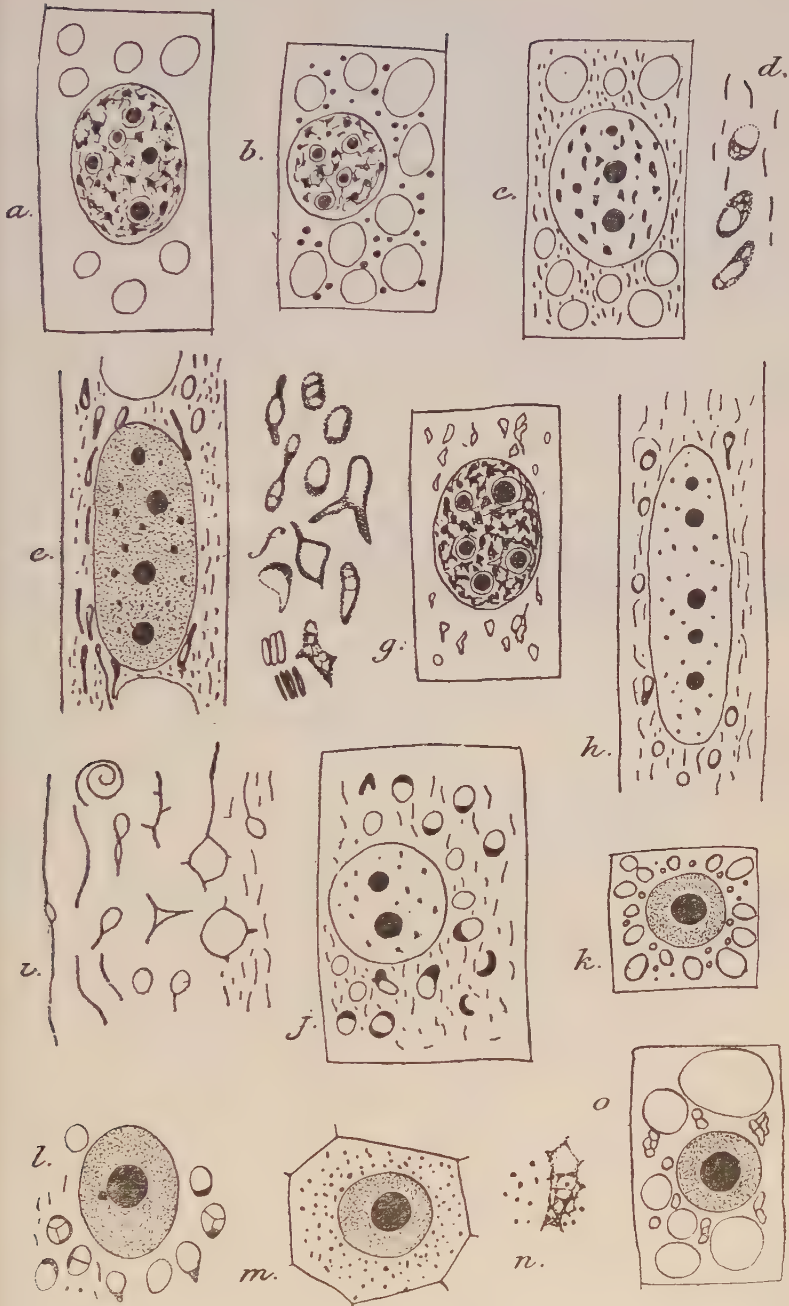

a.
b.
c.
d.
e.
f
g.
h.
i.
j.
k.
l.
m.
n.
o

PLANCHE VIII

Courge giraumon, Regaud, hématoxyline.

A. — Cellule de méristème terminal sans chondriome (5 m., acét. 1 pour 100, eau 1/2 h.).

B. — Mêmes conditions, mais après 24 h. dans l'eau : mitochondries granuleuses et amyloplastes.

C. — Même préparation qu'en B, cellule du parenchyme cortical.

D. — Plastes et mitochondries cavulées (7 m., 1 p. 100 acét., eau 1 h.).

E. — Cellule de méristème d'une ébauche radicellaire avec stades d'altération du chondriome (20 m., 1 p. 1.000 acét., eau 1/2 h.).

F. — Cellule de méristème terminal, avec chondriome détruit (30 m., acét. 1 p. 1.000, eau 1/2 h.).

G. — Cellule de méristème radicellaire avec cavulation du chondriome mêmes conditions qu'en F.).

H. — Amyloplastes et chondriosomes de néoformation (30 m., acét. 1 p. 1.000, eau 24 h.).

I. — Cellule corticale de l'hypocotyle (mêmes conditions qu'en H).

J. — Cellule de méristème radicellaire avec cavulation du chondriome (35 m., 1 p. 1.000 acét., eau 1/2 h.).

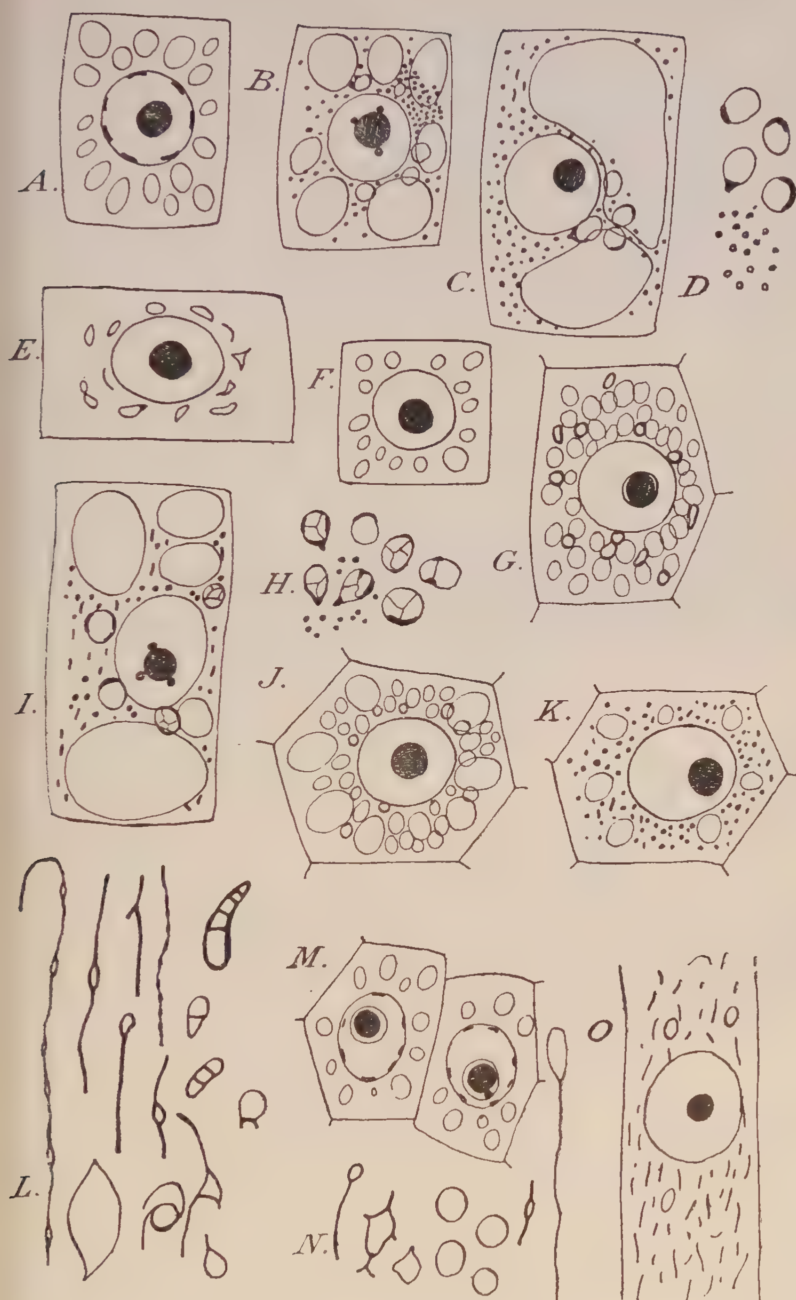
K. — Cellule de méristème terminal avec chondriome néoformé abondant (45 m., 1 p. 1.000 acét., eau 24 h.).

L. — Formes d'altération bizarres du chondriome observées au voisinage des cellules nécrosées périphériques (même préparation que K).

M. — Deux cellules de méristème radicellaire avec chondriome détruit (50 m., acét. 1 p. 1.000, eau 1/2 h.).

N. — Formes d'altération du chondriome dans les cellules corticales périphériques (mêmes conditions qu'en M, mais après 24 h.).

O. — Chondriome et plastes normaux dans une cellule corticale (mêmes conditions qu'en N.).


A.
B.
C.
D
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.
O

Recherches sur la structure des chloroplastes et des leucoplastes

par Pierre DANGEARD

On admet aujourd'hui assez généralement que les chloroplastes ont une structure d'ordre microscopique et que celle-ci se manifeste le plus souvent par la présence d'unités à la limite de la visibilité, qualifiés de *grana*, au sein d'un substratum plus ou moins homogène désigné sous le nom de *stroma*. Les *grana* d'autre part seraient le support des différents pigments et en particulier de la chlorophylle, tandis que le *stroma* représenterait la substance fondamentale et incolore du plaste.

La distinction dans les chloroplastes de petits granules sphériques, les *grana*, imprégnés par la chlorophylle et d'un substratum incolore, le *stroma* remonte aux travaux déjà anciens de A. Meyer (1883) et de Schimper (1885). Cependant, étant donné la difficulté du sujet, c'est seulement à la suite des travaux récents de J. Doutreligne (1935), Heitz (1936), Beauverie (1938), E. Weier (1935-1938), Jungers et J. Doutreligne (1943) que l'existence de cette structure paraît avoir rencontré l'adhésion de la plupart des cytologistes. Les physiologistes eux-mêmes ont adopté cette manière de voir et ils s'en sont servis dans l'établissement de leurs schémas de la photosynthèse. Cependant, comme Frey-Wysslingh (1948) le note (p. 165), l'unité d'assimilation des physiologistes ne peut pas être représentée par les *grana*, car elle est certainement très au-dessous de la visibilité microscopique.

Nous ne nous occuperons pas ici de la structure ultra-microscopique des chloroplastes, mais de leur structure microscopique observée vitalement ou dans les préparations fixées et colorées.

Si l'existence du *stroma* et des *grana* est aujourd'hui généralement admise, il subsiste au sujet de la situation des *grana*, de leur forme, de leur nombre, de leur rôle comme support de la chlorophylle, de leur rapport avec le *stroma*, de leur nature chimique, beaucoup d'obscurité. En outre, l'étude de la structure des chloroplastes n'a pas été poursuivie, en général, sur un nombre d'exemples suffisants. La plupart du temps les auteurs se sont bornés à l'étude des plantes les plus favorables, comme les Muscinées dont les feuilles très minces se prêtent particulièrement à l'observation vitale, ou diverses plantes Phanérogames aquatiques. Des auteurs comme Heitz (1945) ont élargi le champ de ces études en décrivant la structure des chloroplastes sur des coupes de feuilles fraîches de Monocotylédones et de Dicotylédones. Il est certain toutefois que, dans ces conditions, l'existence d'un traumatisme entraîne un renforcement de la structure révélée dans les chloroplastes.

L'étude des chloroplastes et leur structure au moyen de la méthode des fixations suivies de colorations semble avoir rebutée la plupart des auteurs. Des cytologistes comme Guilliermond ont constaté que les chloroplastes se montraient homogènes après fixation mitochondriale et coloration (méthode de Regaud). Etant donné la valeur de cette méthode pour le cytoplasme en général et les mitochondries, il était naturel que Guilliermond considéra les *grana* comme des artefacts, d'autant plus que l'observation ultra-microscopique l'amenait à considérer la substance des chloroplastes comme étant optiquement vide.

Quelques tentatives ont été faites cependant pour déterminer la nature chimique des *grana* et pour les différencier histologiquement de leur substratum. Dans une Urticacée le *Pellionia*, E. Weier (1937) a coloré les *grana* par l'hématoxyline et aussi par l'acide osmique. D'après cet auteur, le rouge Soudan III peut être encore utilisé pour colorer les *grana* des chloroplastes de Betterave en laissant le *stroma* incolore. Cette coloration semble indiquer qu'une substance lipoïdique est associée à ces éléments.

Plus récemment (1948), nous avons montré que divers fixateurs (Nawaschine, Bouin-Hollande, Benda-Meves, Helly) conservaient parfois très bien la structure des chloroplastes et

qu'une coloration ultérieure à l'hématoxyline permettaient souvent de colorer avec une grande netteté les *grana*. Le fixateur de Regaud, au contraire, pour une raison ignorée, se montrait le plus souvent impropre à la conservation des *grana* et à leur coloration ultérieure. Il y a là en ce qu'il concerne le fixateur de Regaud une action comparable à celle qu'il produit sur les noyaux dont il a tendance à rendre homogènes les structures, de sorte que le mélange de Regaud, excellent fixateur cytoplasmique, est un fixateur médiocre des structures dans les noyaux et dans les chloroplastes.

La découverte que de nombreux fixateurs sont capables de fixer les chloroplastes d'une manière satisfaisante nous paraît intéressante, car elle facilite considérablement l'étude de ces plastes et permet de nombreuses comparaisons. Néanmoins il nous semble nécessaire de toujours combiner les études après fixation avec les études vitales et c'est ce que nous avons cherché à réaliser dans le présent Mémoire. D'autre part, en ce qui concerne les observations vitales que nous avons souvent pratiquées sur des coupes de feuilles fraiches, donc après un traumatisme important, nous avons fixé notre attention sur des cellules vraiment vivantes, à cyclose conservée, siégeant en profondeur au-dessous des cellules lésées. En outre, il est souvent nécessaire d'attendre quelque temps jusqu'à ce que la cyclose se rétablisse dans les cellules. Ce rétablissement s'accompagne souvent, comme on peut le constater, d'une atténuation des structures dans les noyaux et dans les chloroplastes.

Notre étude a porté sur un certain nombre de Phanérogames Angiospermes et tout d'abord sur les Monocotylédones dont les chloroplastes ont la réputation d'avoir des *grana* particulièrement visibles, ce qui d'ailleurs, comme nous le verrons, n'est exact qu'en partie. La famille des Orchidacées nous a intéressé particulièrement en raison de l'existence de volumineux leucoplastes dans lesquels il apparaissait possible de rechercher une structure.

ORCHIDACÉES

Dans nos Orchidées indigènes l'épiderme des feuilles montre, dans les cellules incolores, de très beaux leucoplastes, géné-

ralement groupés autour des noyaux. Ces leucoplastes renferment le plus souvent une inclusion incolore qui n'est pas de l'amidon, mais dont la nature reste indéterminée. Leur taille qui atteint en moyenne 7 μ de long sur 5 μ de large les rend très comparables de ce point de vue à des chloroplastes typiques. L'eau iodo-iodurée les colore fortement en jaune tandis que l'inclusion demeure incolore.

Nous avons étudié le *Serapias lingua*, les *Orchis ustulata, latifolia, maculata, montana, incarnata, sesquipedale*, le *Listera ovata*, l'*Ophrys scolopax*.

Dans l'*Orchis ustulata*, les leucoplastes des cellules épidermiques, dans les feuilles, ne sont pas toujours globuleux : leur forme varie sans cesse au cours de l'observation vitale et dans des cellules parfaitement vivantes à cyclose active (fig. A, Pl. IX). Ces leucoplastes porteurs d'une inclusion réfringente sont donc malléables et capables de déformations accentuées ; leur substance peut même s'étirer en un filament. On s'assure facilement de l'absence d'amidon, l'inclusion restant incolore pendant que le stroma plastidaire se colore en jaune foncé par la solution de Lugol. Dans le *Serapias lingua*, les leucoplastes épidermiques renferment une inclusion peu visible, de nature inconnue, ne se colorant ni par l'iode ni par OsO_4 ; toutefois avec OsO_4 quelques granulations noircies se montrent appliquées extérieurement contre l'inclusion demeurée incolore. Dans l'*Orchis latifolia* (fig. D, Pl. IX) les leucoplastes incolores et tout à fait transparents, à contours nets, sont globuleux ou sphériques, assez réfringents; ils renferment le plus souvent une seule grosse inclusion, mais parfois aussi deux ou trois plus petites. Le réactif iodo-iodurée qui colore le stroma plastidaire en jaune foncé ou en brun fait apparaître, suivant les cas, une structure granuleuse ou vaguement réticulée, parfois encore une structure vacuolisée avec des granulations dans l'intervalle des vacuoles ; tout dépend, semble-t-il de la rapidité d'action du réactif; il se peut également que la substance du leucoplaste soit naturellement plus ou moins dense. On voit aussi des grains très grossis, très vacuolisés, presque vides de leur substance, d'autres qui sont déformés. L'inclusion demeure très reconnaissable et incolore. Le réactif permet assez souvent de reconnaître l'existence d'une membrane plastidaire nette. Avec l'acide osmique

les leucoplastes sont fixés sans changement, ou bien avec une déformation plus ou moins marquée. La substance fondamentale se montre homogène ou parfois avec une indication de structure concentrique. L'inclusion se conserve sans coloration et généralement il se crée autour d'elle une légère discontinuité (auréole étroite).

Chez les divers *Orchis* nous avons retrouvé ces inclusions des leucoplastes ; cependant dans un *Ophrys*, l'*O. scolopax*, les leucoplastes s'en montraient dépourvus. D'autre part dans le *Listera ovata* nous avons constaté que les cellules épidermiques étaient légèrement chlrorophylliennes, mais que les chloroplastes épidermiques différaient des chloroplastes ordinaires par l'inégale répartition de chlorophylle (fig. F). Comme ce fait paraît n'avoir été presque jamais signalé, à notre connaissance, nous donnerons à ce sujet quelques précisions. Ces chloroplastes de *Listera* ont leur chlorophylle disposée en une petite masse souvent étoilée ou formant une ou deux bandelettes ; parfois encore il s'agit d'une simple tache verte, le reste du plaste étant incolore. La région chlorophyllienne est, sans doute dans tous les cas, composée de *grana*, mais ceux-ci sont peu distincts *in vivo* : on voit cependant parfois, à l'intérieur de cellules bien vivantes, à cyclose active, des plastes avec des *grana* bien distincts ; ils sont peu nombreux et se localisent dans la région chlorophyllienne comme on pouvait s'y attendre. Les *grana* qui manquaient dans les leucoplastes apparaissent donc ici en liaison avec la présence de chlorophylle. Ces chloroplastes épidermiques de *Listera* sont tout à fait dépourvus d'amidon et ils semblent également ne pas renfermer d'inclusions. En traitant par l'eau iodo-iodurée nous nous sommes rendu compte d'ailleurs que la région non chlorophyllienne du plaste correspondait bien à une partie du stroma plastidaire et non à une région vide de substance comme une vacuole. L'acide osmique permet de faire la même constatation. Nous avons donc affaire, avec le *Listera ovata*, au cas intéressant de chloroplastes qui ne sont pas chlorophylliens dans leur totalité. L'exemple du *Listera* est d'autre part bien démonstratif du fait que les *grana* sont le support de la matière verte.

Nous avons également étudié chez nos Orchidées indigènes les cellules du mésophylle. Partout nous y avons vu des chlo-

roplastes avec des *grana* tout à fait nets dans les cellules bien vivantes à cyclose active. Dans l'*Orchis incarnata* ces *grana* sont petits et très nombreux, répartis d'une manière très dense dans toute l'étendue du chloroplaste. Malgré leur netteté leur numération apparaît impossible. Il en est de même pour les chloroplastes du mésophylle lacuneux dans les feuilles d'*O. sesquipedale* (fig. G) et dans l'*O. montana*.

Lorsqu'on étudie d'autre part les chloroplastes des *Orchis* par la méthode des fixations on obtient d'excellents résultats avec le mélange de Nawaschine qui permet une coloration ultérieure des *grana* par l'hématoxyline (fig. H). Avec cette méthode on se rend compte que les distances entre les *grana* ne sont pas toujours les mêmes et que leur coloration par l'hématoxyline est plus ou moins accentuée : certains *grana* sont plus gros, plus chromatiques que les autres. La forme des *grana* ne paraît pas toujours absolument sphérique, néanmoins nous n'avons rien remarqué qui permette de penser qu'ils seraient discoïdes. Il était intéressant de comparer la structure des chloroplastes et celle des leucoplastes des cellules épidermiques. Or, tandis que les chloroplastes montrent une structure avec *grana* très évidents colorés par l'hématoxyline, les plastes des cellules épidermiques apparaissent sans structure et très colorés en noir ou en gris foncé ; leur inclusion se montre parfois colorée en noir (fig. K). Dans les cellules vasculaires allongées les petits leucoplastes globuleux qu'on y trouve apparaissent très colorés avec une inclusion incolore ; ils sont dépourvus de *grana*.

La méthode de Nawaschine, excellente la plupart du temps comme nous venons de le voir, donne cependant parfois des résultats inconstants. Ainsi, dans le *Listera ovata*, les chloroplastes du parenchyme des feuilles se sont montrés tantôt presque homogènes, tantôt avec des *grana*. Dans le premier cas leur stroma, coloré en gris foncé d'une manière homogène, ne laisse apparaître qu'un certain nombre de granulations très noires périphériques. Dans le deuxième cas les *grana*, eux-mêmes assez peu chromatiques, sont souvent accompagnés de granulations plus colorables (fig. J).

La fixation au Bouin-Hollande donne des résultats souvent excellents et qui permettent de mettre en évidence les *grana* des chloroplastes comme dans le cas du Nawaschine (fig. N).

Mais il nous importait de savoir ce que donneraient des fixateurs, dits cytoplasmiques, comme le Benda-Meves, le Helly et le Regaud. Or, avec le premier de ces fixateurs, chez l'*Orchis montana*, la plupart des chloroplastes se montrent homogènes, fixant fortement l'hématoxyline, parfois avec une bordure plus noire. Nous avons observé aussi des plastes montrant une structure avec *grana* fort nette, mais il s'agissait de cellules assez rares, surtout situées sur le bord du fragment de feuille comme si, dans ces cellules, la fixation avait été meilleure. D'ailleurs, l'examen attentif des chloroplastes d'aspect homogène se colorant en noir ou en gris foncé par l'hématoxyline, semble montrer que les *grana* seraient, en réalité, bien conservés, mais que, pour une raison ignorée, ils ne seraient pas différenciés par l'hématoxyline sur le stroma égament coloré. La fixation au liquide de Helly se montre, de la même façon, inconstante dans ses résultats. Néanmoins, chez le même *O. montana*, beaucoup de plastes montrent des *grana* très nets (fig. L, Pl. IX) ; ceux-ci sont d'ailleurs inégaux et inégalement distribués au sein du chloroplaste ; enfin, il n'est pas rare d'observer, au centre du plaste, une région plus colorée, parfois en forme d'étoile.

Nous avons étudié l'action du Regaud sur les chloroplastes de l'*Orchis sesquipedale*. Ce fixateur conserve certainement la structure des plastes, mais la mise en évidence des *grana* est assez délicate : ou bien, en effet, les plastes apparaissent très colorés et sans structure reconnaissable, ou bien, avec une régression suffisante, ils se montrent colorés en gris foncé d'une manière homogène ; il est possible pourtant d'observer des chloroplastes avec des *grana* très nettement colorés si l'on arrête la différenciation au point voulu (fig. M) ; les *grana* commencent par se différencier à la périphérie des chloroplastes ; en général, pour observer les *grana*, il faut différencier les préparations de telle manière que la plupart des mitochondries ont disparu. Dans le cas de préparations où les mitochondries sont conservées nous avons noté entre elles de grosses différences de taille et assez souvent, dans les plus gros chondriosomes, on observe une inclusion claire comme s'il s'agissait d'amyloplastes. Dans les cellules épidermiques les leucoplastes ne montrent pas en général de structure et ils apparaissent fortement colorés en noir par

l'hématoxyline ; nous avons noté cependant, dans certains plastes des cellules épidermiques (apparemment des leucoplastes) l'existence de quelques *grana* bien nets et d'une inclusion incolore.

En dehors des Orchidées indigènes nous avons pu observer les chloroplastes d'un *Cattleya* sp. cultivé au Jardin botanique municipal. Dans le parenchyme foliaire de cette plante nous avons trouvé des amylo-chloroplastes dont les *grana* sont généralement bien visibles. Or, dans une mise au point superficielle on voit assez souvent une couche unique de *grana* s'avancer au-dessus de la région occupée par l'inclusion amylacée (fig. P). Cette observation semble trancher la question du support de la matière verte en faveur des *grana*, car, malgré leur petite taille, ceux-ci apparaissent colorés en vert au-dessus de l'inclusion incolore. Pourtant, dans d'autres observations, nous avons vu non moins nettement une bordure d'un vert pâle qui s'avance au-dessus du grain d'amidon; or cette zone est amorphe, dépourvue de *grana* et elle s'interrompt avec une limite nette sans aller, semble-t-il, en s'amincissant de plus en plus sur le reste du grain d'amidon. Que signifient ces deux observations bien différentes ? Faut-il penser que, suivant les cas, la chlorophylle imprègne tantôt le stroma plastidaire tantôt les *grana* ? Le doute subsiste, mais nous sommes certain d'avoir observé cette zone verte sans *grana* des amylo-chloroplastes de *Cattleya* qui s'étend partiellement au-dessus du grain d'amidon. On pourrait d'ailleurs expliquer cette observation en supposant que le chloroplaste posséderait une bordure d'apparence homogène avec des *grana* trop petits pour être distingués.

Chez ce *Cattleya* des fixations Nawaschine ou Helly nous ont permis de retrouver la structure granaire des plastes. Seule, la région colorée constituant une calotte épaissie annexée au volumineux grain d'amidon de ces amylo-chloroplastes se colore fortement par l'hématoxyline et, bien certainement, le revêtement plastidaire qui recouvre ces grains d'amidon se montre sans aucune structure et très peu chromatique. Avec le Regaud nous n'avons pas obtenu de fixations satisfaisantes.

COMMÉLINACÉES

Dans cette famille, nous avons étudié plusieurs espèces de *Tradescantia* ainsi que les feuilles de *Tinantia fugax*.

Dans un *Tradescancia* sp. nous avons observé des *grana* dans des chloroplastes fortement amylifères. A cause de la présence de gros grains d'amidon la couche plastidaire s'aminçit en certaines régions où il est alors facile de constater qu'elle comporte une couche unique de *grana*. Même, en certains points où le revêtement plastidaire autour des grains d'amidon se réduit à sa plus simple expression, les *grana* font défaut. Nous avons compté environ 5 ou 6 de ces *grana* sur un diamètre ce qui permet de leur attribuer une taille d'environ 0, µ 7. Ils brunissent seulement d'une manière légère par Os O4 ce qui exclut qu'ils puissent être constitués par des gouttelettes d'huile. Ils apparaissent bien comme étant le support de la chlorophylle et, vus de profil, figurent de petits disques verts.

Dans les feuilles de ce même *Tradescantia* la fixation Nawaschine suivie de coloration à l'hématoxyline nous a donné des résultats assez capricieux. Dans les chloroplastes peu amylifères vus de profil les *grana* sont représentés par de petits bâtonnets fortement colorés en noir et qui sont répartis irrégulièrement près de la surface du plaste. Dans d'autres chloroplastes le stroma plastidaire peu coloré avait ses éléments chromatiques groupés dans sa partie centrale (fig. B, Pl. X).

Dans le *Tinantia fugax*, le tissu chlorophyllien du mésophylle montre des chloroplastes discoïdes dont la structure n'est pas très apparente car les *grana* sont forts petits donnant seulement, par leur ensemble, à la surface du plaste, l'apparence d'un dé à coudre. Dès que les cellules montrent des symptômes d'altération les *grana* des chloroplastes deviennent bien plus apparents ; à côté des *grana* qui apparaissent comme des points, d'autres éléments figurent de petites lignes ou de petits bâtonnets (fig. C). De même, les chloroplastes qui s'échappent des cellules brisées gardent assez longtemps une forme et une apparence normale, mais leur structure est fortement accentuée.

Une fixation au Bouin-Hollande nous a montré des chloro-

plastes souvent déformés, irréguliers, montrant des placages chromatiques sur leur pourtour. La trame du plaste se présentait le plus souvent avec une apparence spongieuse, alvéolaire, sans granulations distinctes. Au contraire, avec une fixation au liquide de Helly nous avons obtenu d'excellentes fixations des chloroplastes permettant la coloration par l'hématoxyline de *grana* petits et nombreux rendus ainsi très visibles (fig, E) et exactement comparables à ceux que l'on voit *in vivo*. Cependant cette conservation des *grana* est inconstante et d'autre part, même dans le cas d'une bonne fixation, il est toujours délicat d'obtenir la coloration efficace au moyen d'une différenciation réussie. Le Regaud, par contre, ne nous a pas permis d'obtenir de bons résultats : les plastes, qui ont une tendance à se surcolorer, sont souvent boursoufflés. Leur structure semble transformée en un réseau plastidial enfermant de nombreuses alvéoles claires de diverses grandeurs et souvent de véritables bulles ou des vésicules se sont formées sur leur pourtour.

IRIDACÉES

Nous avons étudié le mésophylle des feuilles d'*Iris germanica* où les chloroplastes montrent des *grana* très nets dans des cellules à cyclose active (fig. G, Pl. X). Dans certains plastes s'observe une inclusion réfringente qui n'est pas de l'amidon, mais de l'huile, se colorant en noir par l'acide osmique, tandis qu'au contraire les *grana* deviennent moins apparents. Une fixation Nawaschine suivie de coloration par l'hématoxyline permet d'observer les *grana* bien conservés et colorés, mais cependant difficiles à voir car ils sont très petits. Etant donnée la petitesse des *grana* leur forme exacte est difficile à définir : il semble que certains d'entre eux soient allongés. Les mitochondries semblent partiellement conservées avec ce fixateur et il n'est pas rare en particulier de trouver des granules chromatiques appliqués contre les chloroplastes.

Avec le fixateur de Benda-Meves nous n'avons pas pu résoudre, en général, la structure des chloroplastes qui se montrent très chromatiques et d'apparence homogène. Dans certaines régions de la feuille seulement des *grana* appa-

raissent. Les chondriosomes sont bien conservés et dans les cellules allongées qui accompagnent les éléments vasculaires des nervures ils se présentent le plus souvent sous forme de bâtonnets et de filaments (fig. K) accompagnés de leucoplastes globuleux, avec ou sans inclusions. La méthode de Regaud ne nous a pas permis de résoudre la structure des chloroplastes qui demeurent homogène fixant fortement l'hématoxyline.

AMARYLLIDACÉES

Dans l'*Agapanthus umbellatus*, les chloroplastes des cellules du mésophylle sont assez délicats à observer vitalement. Dans les cellules altérées les *grana* sont très visibles, mais lorsque la cellule est bien vivante et que son noyau se montre transparent et hyalin, les *grana* deviennent beaucoup moins apparents ; leur existence est cependant certaine et nous pouvons affirmer que dans les cellules altérées la structure observée n'est pas artificielle, mais correspond à une accentuation de la structure réelle ainsi rendue beaucoup plus évidente.

La fixation au liquide de Nawaschine permet de mettre en évidence les *grana* des chloroplastes colorés par l'hématoxyline avec exactement l'aspect observé *in vivo* (fig. M, Pl. X).

Dans l'*Amaryllis grandifolia*, les chloroplastes semblent tout d'abord homogènes dans l'observation vitale : c'est que les *grana* sont très petits et dans les cellules bien vivantes, à cyclose active, on les devine plutôt qu'on ne les voit nettement. Par contre, dès que la cellule est tant soit peu altérée, les *grana* des chloroplastes ressortent admirablement. La méthode de Regaud permet d'observer soit des chloroplastes d'apparence homogène, soit des chloroplastes renfermant un assez petit nombre de *grana* relativement gros ; il apparaît que sous l'action du fixateur il a dû se produire un rassemblement des *grana* en assez grosses gouttelettes. Cette observation, notons le, n'est pas particulièrement en faveur du fixateur de Regaud qui semble modifier plus ou moins fortement la structure des chloroplastes.

LILIACÉES

Diverses espèces d'Ornithogales (*O. longibracteatum*, *O. scilloïdes* etc.,) nous ont permis d'observer les *grana* des chloroplastes qui sont particulièrement visibles et souvent relativement gros. D'une manière générale, dans ces plantes, les *grana* paraissent comme des granulations opaques et sombres sur un fond vert. Dans l'*O. scilloïdes* étant donnée la grosseur des *grana* qui atteignent presque un μ de diamètre et la forme des chloroplastes en disques aplatis il semble certain que les *grana* ne forment qu'une seule couche. Les *grana* ne sont pas tous semblables et certains sont plus gros que les autres, plus régulièrement sphériques tandis que d'autres sont à peine visibles. L'inclusion réfringente que renferment souvent ces chloroplastes correspond à une gouttelette d'huile que l'acide osmique brunit, tandis que les *grana* rendus un peu plus distincts ne sont pas sensiblement modifiés.

En raison de la taille des *grana* il est possible d'évaluer leur nombre avec une certaine approximation : c'est ainsi qu'on en compte de 30 à 50 dans chaque chloroplaste chez les diverses espèces d'Ornithogale. Ce chiffre paraît nettement plus faible chez l'*O. scilloïdes* (15 à 20). Dans une espèce d'Ornithogale indéterminée du Jardin Botanique nous avons observé par la méthode de Regaud une remarquable structure alvéolaire (fig. O). Les alvéoles observées semblent correspondre à l'emplacement des *grana*. Dans d'autres chloroplastes les *grana* apparaissent très pressés les uns contre les autres et colorés par l'hématoxyline. L'apparence à première vue est homogène. On peut penser que le fixateur Regaud gonfle les *grana* et les fait confluer ; en outre, il ne permet pas un bonne coloration de sorte que ceux-ci, assez souvent, se détachent comme des espaces clairs d'où l'apparence alvéolaire du chloroplaste.

Dans l'*Aloe socotrina*, les *grana* des chloroplastes sont parfaitement nets, mais très petits ; en outre, les plastes sont souvent porteur de nombreuses petites gouttelettes oléagineuses réfringentes qui peuvent masquer plus ou moins la structure réelle ; certaines de ces gouttelettes ont une situation très superficielle et elles apparaissent en relief à la surface des

chloroplastes. Ces gouttelettes cependant ont bien une origine intraplastidiale car, à la suite d'une fixation Benda-Meves, elles se montrent sous forme de bulles moins colorées que le reste du plaste. Avec la méthode de Helly nous avons obtenu d'excellentes colorations des *grana* qui apparaissent très distincts et apparemment disposés en une seule couche (fig. T).

Dans les genres *Eucomis*, *Beschorneria*, *Hyacinthus*, nous avons observé des chloroplastes avec des *grana* très petits, très nombreux et très serrés ; les chloroplastes apparaissent ainsi comme très finement pontués. Leur mise en évidence dans les cellules bien vivantes à cyclose active réclame une attention soutenue. Par contre, ils apparaissent tout de suite plus évidents à l'intérieur des cellules lésées. Dans la Scille *Scilla peruviana*) les *grana* sont bien plus gros et ils peuvent compter parmi ceux dont l'observation est la plus facile. Leur taille peut être évaluée à 6 ou 7/10 de μ. La méthode de Regaud nous a permis dans certains cas de les colorer, mais, plus souvent, on met en évidence par cette méthode un réseau chromatique plastidial entourant de petites alvéoles régulières correspondant aux *grana* ; la structure très remarquable est celle d'un nid d'abeille.

LEMNACÉES

Chez le *Lemna trisulca* (fig. A, Pl. XI), les cellules sous-épidermiques permettent d'observer de beaux chloroplastes renfermant un petit nombre de grains d'amidon et dans lesquels la présence de *grana* bien distincts *in vivo* est incontestable. Dans d'autres espèces de *Lemna* (comme *L. polyrhiza*) les chloroplastes apparaissent tout à fait homogènes dans les cellules bien vivantes à cyclose.

HYDROCHARIDACÉES

L'*Elodea canadensis*, cet objet familier des cytologistes, possède des chloroplastes dont la structure est parfois évidente et d'autres fois assez difficile à résoudre (fig. B, Pl. XI). Les *grana* sont petits et nombreux et dans le chloroplaste vu de profil ils apparaissent, en général, comme des bâton-

nets allongés ou de petits disques. Dans les préparations fixées au liquide de Nawaschine on obtient facilement la coloration des *grana* par l'hématoxyline et, fait assez remarquable pour ce fixateur, les mitochondries sont assez souvent bien conservées, dans les feuilles adultes tout au moins. La méthode de Benda-Meves permet aussi d'observer la structure granaire des chloroplastes (fig. D).

DICOTYLÉDONES

Nous n'avons étudié qu'un petit nombre de plantes parmi celles qui nous semblaient favorables à l'observation. Nos observations ayant débuté à l'automne nous avons examiné tout d'abord les plantes dont les feuilles étaient bien conservées pendant les mois d'octobre et de novembre.

Des Solanées comme la Belladone et diverses espèces de *Solanum* constituent un matériel excellent. Dans la Belladone les chloroplastes sont très gros et leurs *grana* se voient avec une admirable netteté dans des cellules à cyclose active, donc en excellent état (fig. E, Pl. XI). Nous avons noté que le stroma semblait coloré en vert au même titre que les *grana*.

La structure granaire des chloroplastes de Belladone se retrouve après fixation soit au liquide de Nawaschine soit à celui de Benda-Meves. Avec ce dernier fixateur les plastes colorés par l'hématoxyline apparaissent souvent avec des *grana* parfaitement nets et distincts (ils sont probablement un peu hypertrophiés), mais leur mise en évidence est toujours délicate car elle nécessite une différenciation parfaitement dosée. Des échecs ne sont pas rares et le chloroplaste apparaît alors comme criblé de petites alvéoles demeurées en clair et qui correspondent à l'emplacement des *grana*. Ce type de structure dans lequel les chloroplastes montrent une trame alvéolaire est fréquemment obtenu également avec le fixateur de Zeeuw et avec le Regaud. Cependant, lorsque les colorations sont réussies les *grana* peuvent être remarquablement mis en évidence par ces deux méthodes.

Parmi les *Solanum* nous avons étudié les feuilles de *S. gracile* et *S. jasminoides*. Dans ces deux plantes les *grana* des chloroplastes sont petits et nombreux, mais ils sont bien apparents dans des cellules vivantes à cyclose conservée.

Lorsque les cellules sont un peu altérées la visibilité des *grana* est nettement augmentée. Dans le *S. jasminoides* les *grana* donnent l'impression d'être colorés en vert.

Nous avons ensuite examiné les chloroplastes d'une espèce d'*Hydrocotyle*. Dans les cellules du mésophylle lacuneux des feuilles les chloroplastes apparaissent peu colorés ; des granulations réfringentes (probablement de l'huile) inégales et distribuées irrégulièrement s'y observent et parfois il existe, au centre de certains chloroplastes, une petite masse formée par de l'amidon. Les *grana* sont nombreux et très petits, difficiles à voir dans les cellules vivantes à cyclose ; parfois même le chloroplaste semble homogène. Après fixation Nawaschine et coloration par l'hématoxyline nous avons retrouvé ces *grana* parfois bien nets et dans d'autres cas presque indistincts, de sorte que le plaste peut sembler homogène (fig. K) La méthode de Regaud nous a toujours montré des plastes homogènes ; certains d'entre eux présentaient une protubérance incolore représentant, d'après nous, l'emplacement d'une gouttelette d'huile (fig. Z).

Dans les feuilles d'Oseille (*Rumex acetosa*), nous avons observé dans le mésophylle lacuneux des chloroplastes dont les *grana* sont assez petits, mais bien visibles, dans des cellules à cyclose active. Après fixation Regaud nous avons obtenu le plus souvent une structure homogène ou bien, après une régression suffisante, alvéolaire; dans ce cas les petites alvéoles semblent correspondre à l'emplacement des *grana* ; dans certaines préparations cependant, toute une série de cellules montraient une structure des plastes avec des *grana* différenciés et forts nets, colorés par l'hématoxyline (fig. N) ; en étudiant ces cellules nous y avons remarqué l'absence de chondriome en général et d'autre part, il n'est pas douteux que la structure avec *grana* est souvent localisée dans les cellules de bordure des fragments de feuille fixés; or, ce sont des cellules probablement quelque peu altérées. La méthode de Benda-Meves, par contre, nous a montré des chloroplastes ayant une structure granaire dans des cellules apparemment fixées sans altération et dont les mitochondries étaient bien conservées (fig, O).

Dans les feuilles de Lierre (*Hedera helix*) les chloroplastes des cellules vivantes du mésophylle lacuneux nous sont appa-

rus homogènes avec des enclaves, se détachant en clair, qui correspondent à de l'amidon. Cependant, à l'intérieur d'une cellule vivante présentant la cyclose nous avons observé un chloroplaste avec des *grana* verts, très nets, alors que tous les autres plastes, étaient colorés en vert d'une manière homogène. Il apparaît que, dans le Lierre, les *grana* seraient assez gros, mais difficiles à distinguer. Avec une fixation Nawaschine nous avons pu mettre en évidence les *grana* en les colorant par l'hématoxyline, c'est un des exemples les plus remarquables qu'il nous a été donné d'observer (fig. P).

Dans la Capucine (*Tropaeolum majus*), nous avons pu voir nettement les *grana* des chloroplastes dans des cellules à cyclose active ; cependant il est certain que leur visibilité se renforce dans les cellules tant soit peu altérées. Dans les cellules traumatisées il n'est pas rare d'observer des chloroplastes vésiculisés. Les mêmes conditions se rencontrent dans le Tabac (*Nicotiana tabacum*) dont les *grana* sont surtout bien visibles dans les cellules altérées. La méthode de Nawaschine nous a permis comme d'ordinaire de mettre en évidence les *grana* des chloroplastes dans la Capucine ; fait plus remarquable ils sont également très bien révélés par la méthode de Regaud (fig. R) ; cependant, avec cette méthode, les *grana* nous sont apparus moins nombreux sur chaque chloroplaste ce qui fait penser à la possibilité d'un gonflement et d'une fusion entre certains de ces éléments sous l'effet de la fixation.

Les principaux résultats de cette étude concernent les leucoplastes, principalement chez les Orchidacées et les chloroplastes. Les leucoplastes, en dehors de la présence parfois d'inclusions réfringentes particulière de nature inconnue (Orchidacées), montrent une structure homogène dans l'observation vitale, comme après fixation et coloration. Or, les leucoplastes, en particulier dans l'épiderme des Orchidacées, sont suffisamment gros pour que, s'ils présentaient une structure comparable à celle des chloroplastes, celle-ci puisse être mise en évidence. Il est donc très probable que les leucoplastes ne possèdent pas de *grana* et il faut admettre que les *grana* sont des éléments de structure propre aux plastes chlorophylliens.

Le fait que la structure avec *grana* est particulière aux chloroplastes ne saurait naturellement entraîner l'obligation pour

les *grana* d'être les supports de la chlorophylle et des pigments associés. Cependant c'est un argument très sérieux en faveur d'une telle opinion. Dans les amylo-chloroplastes, comme chez les *Tradescantia*, les parties vertes amincies du chloroplaste possèdent une couche unique de *grana* imprégnés de chlorophylle et la région plastidaire incolore autour des grains d'amidon ne montre aucune structure. Dans une autre observation d'amylo-chloroplastes, dans le genre *Cattleya*, la région chlorophyllienne du plaste peut être composée d'une couche unique de *grana* ou se montrer homogène dans certains cas.

Les chloroplastes de *Listera ovata* sont également très favorables à l'opinion qui voit, dans les *grana*, le support de la matière verte, car dans certains chloroplastes des cellules épidermiques, seule la région colorée du plaste possède une structure avec *grana*. D'une manière générale, partout où les *grana* ont une grosseur suffisante, il est possible de constater qu'ils sont imprégnés de chlorophylle. Seules des observations faites chez les Ornithogales nous ont montré les *grana* comme des granulations opaques se détachant sur un fond coloré en vert. C'est là une observation un peu isolée, mais qui semble montrer néanmoins qu'il ne faut pas généraliser et que, dans certains cas au moins, le stroma plastidaire peut être lui-même imprégné par le pigment chlorophyllien.

La taille des *grana* est très variable et il en résulte de grandes différences dans l'appréciation de cette structure. Lorsque les *grana* sont très petits il n'est pas possible de les voir individuellement, ou bien l'œil n'apprécie leur existence que d'une manière très fugitive ; le plus souvent leur présence se manifeste seulement par l'aspect finement ponctué du chloroplaste dont la surface revêt l'apparence d'un dé à coudre. Lorsque, plus rarement, le chloroplaste paraît homogène dans les meilleures conditions d'observation, on en déduira sans doute fort légitimement que des *grana* y existent tout de même, mais qu'ils siègent au delà du minimum de vision microscopique. Dans certaines plantes, par contre, les *grana* sont suffisamment gros pour être distingués individuellement ; leur position exacte, leur forme, leurs rapports de distance avec les *grana* voisins, leur nombre, peuvent être estimés avec suffisamment de certitude. C'est seulement dans

ce cas qu'il est possible d'évaluer la grosseur des *grana* avec quelque précision : il suffit pour cela de connaître le diamètre du chloroplaste et de compter le nombre moyen de *grana* qui s'observent sur ce diamètre puis d'apprécier ensuite la valeur des intervalles entre les *grana*. On arrive ainsi, pour les plus gros *grana*, à leur attribuer une taille de 7/10 de μ. Nous savons que certains auteurs ont attribué exceptionnellement aux *grana* des tailles de un micron et au delà. Si le cas existe pour certaines plantes il doit être fort rare.

Pour évaluer la taille des *grana* nous n'avons fait état que des observations vitales : il apparaît, en effet, que les préparations fixées font intervenir une forte contraction des chloroplastes et des *grana* eux-mêmes ; les variations observées avec un même fixateur, sur la même plante, prouvent que la fixation des chloroplastes est un problème délicat et qui n'aboutit pas toujours à un résultat satisfaisant. Nous allons aborder ce sujet maintenant.

On se souvient que des auteurs comme Guilliermond, particulièrement entraînés à l'étude du cytoplasme au moyen des fixateurs mitochondriaux (type du liquide de Regaud) ont constamment nié l'existence d'une structure particulière fondamentale des chloroplastes et, en effet, pour un savant comme Guilliermond il n'était pas facile d'admettre que des fixateurs riches en acide acétique (type Bouin ou Nawaschine) pouvaient donner une image plus exacte de la structure des chloroplastes que des fixateurs au bichromate-formol (Regaud). Or, ce fait quelque peu paradoxal est cependant exact et nous avons vu dans le cours de ce Mémoire que le plus souvent les méthodes de Bouin et de Nawaschine déformaient assez peu les chloroplastes et qu'elles mettaient en évidence leur structure avec *grana* reconnue dans l'observation vitale. Avec les fixateurs de Regaud, de Benda-Meves, de Helly, qui sont appropriés à la fixation du cytoplasme (fixateur dits mitochondriaux) les résultats, en ce qui concerne les chloroplastes, sont assez décevants. Avec le Regaud il est souvent possible de constater que les *grana* sont conservés, mais sous forme de petites alvéoles ou de bulles claires, le stroma étant au contraire chromophile ; d'autres fois, avec la méthode de Regaud, les chloroplastes apparaissent entièrement chromatiques et une différenciation, très délicate à réaliser, peut

seule mettre en évidence les *grana*. Il est certain aussi qu'avec la méthode de Regaud la structure des chloroplastes avec leurs *grana* est mise en évidence le plus facilement sur la marge des fragments de feuilles fixées, c'est-à-dire en des points où le fixateur a le mieux pénétré et là aussi où les chloroplastes ont pu avoir leur structure renforcée sous l'action du traumatisme.

De ces considérations sur les fixateurs il résulte finalement que l'emploi des fixateurs cytoplasmiques (Regaud, Benda-Meves, Helly) ne contredit pas l'existence des *grana*, mais ceux-ci sont plus difficiles à mettre en évidence et surtout à colorer qu'avec l'emploi des fixateurs ordinaires renfermant de l'acide acétique. Lorsqu'on a triomphé des difficultés particulières à ces fixateurs, les résultats sont excellents et ils confirment l'existence des *grana* déjà reconnus par l'observation vitale attentive.

BIBLIOGRAPHIE

1. Beauverie (J.). — La structure granulaire des grains de chlorophylle. *Rev. de Cyt. et de Cytoph.*, 1938, **3**, 80-109.
2. Dangeard (P.). — Observations sur la structure des chloroplastes. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 1944, **219**, 626.
3. Doutreligne (J.). — Note sur la structure des chloroplastes. Kön. Akad. Vetensk., Amst. Proc., 1935, **38**, 886.
4. Frey-Wyssling. — Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate.
5. Guilliermond, (A.), Mangenot et Plantefol. — *Traité de Cytologie végétale.* Paris, 1933, 158-160.
6. Heitz (E). — Untersuchungen über den Bau der Plastiden. *Planta*, 1937, **27**, 134.
7. Jungers et J. Doutreligne. — Sur la localisation de la chlorophylle dans les chloroplastes. *La Cellule*, 1941-1943, **49**, 407-418.
8. Schimper. — Untersuchungen über die Chlorophyllkörper. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1885, **16**, 1-247.
9. Weier (E.). — The structure of the chloroplast. *The Botan. Rew.*, 1938, **4**, 497.

PLANCHE IX

A. — *Orchis ustulata*, noyau d'une cellule épidermique de la feuille montrant des chromocentres et entouré de leucoplastes, *in vivo.*

B. — *Serapias lingua*, noyau montrant des chromocentres, carmin-acétique.

C. — Même exemple, leucoplastes des cellules épidermiques de la feuille, *in vivo.*

D. — *Orchis latifolia*, noyau avec des chromocentres granuleux, et deux leucoplastes, *in vivo* ; au dessous, trois leucoplastes fixés par l'ac. osmique.

E. — *Listera ovata*, noyau avec chromocentres composés et chloroplastes dans l'épiderme, *in vivo.*

F. — Même exemple, chloroplastes de l'épiderme montrant la répartition du stroma vert avec *grana*, *in vivo.*

G. — *Orchis sesquipedale*, deux chloroplastes du mésophylle de la feuille avec *grana*, *in vivo.*

H. — Même exemple, noyau avec chromocentres et chloroplastes. Nawasch. hémat.

I. — *Orchis montana*, noyau et deux chloroplastes avec des *grana*, Nawasch. hémat.

J. — *Listera ovata*, aspects divers des chloroplastes de face et de profil Nawasch. hémat.

K. — Même exemple, deux chloroplastes avec *grana* et deux leucoplastes de l'épiderme, Nawasch. hémat.

L. — *Orchis montana*, chloroplastes, Helly, hémat.

M. — *Orchis sesquipedale*, chloroplastes du mésophylle, peu régressés ou très régressés, montrant des *grana*, Regaud, hémat.

N. — *Orchis montana*, noyau et trois chloroplastes, Bouin-Holl. hémat.

O. — Même exemple, B. Meves, hémat.

P. — *Cattleya* sp., chloroplastes amylifères avec *grana* dans le mésophylle de la feuille, *in vivo.*

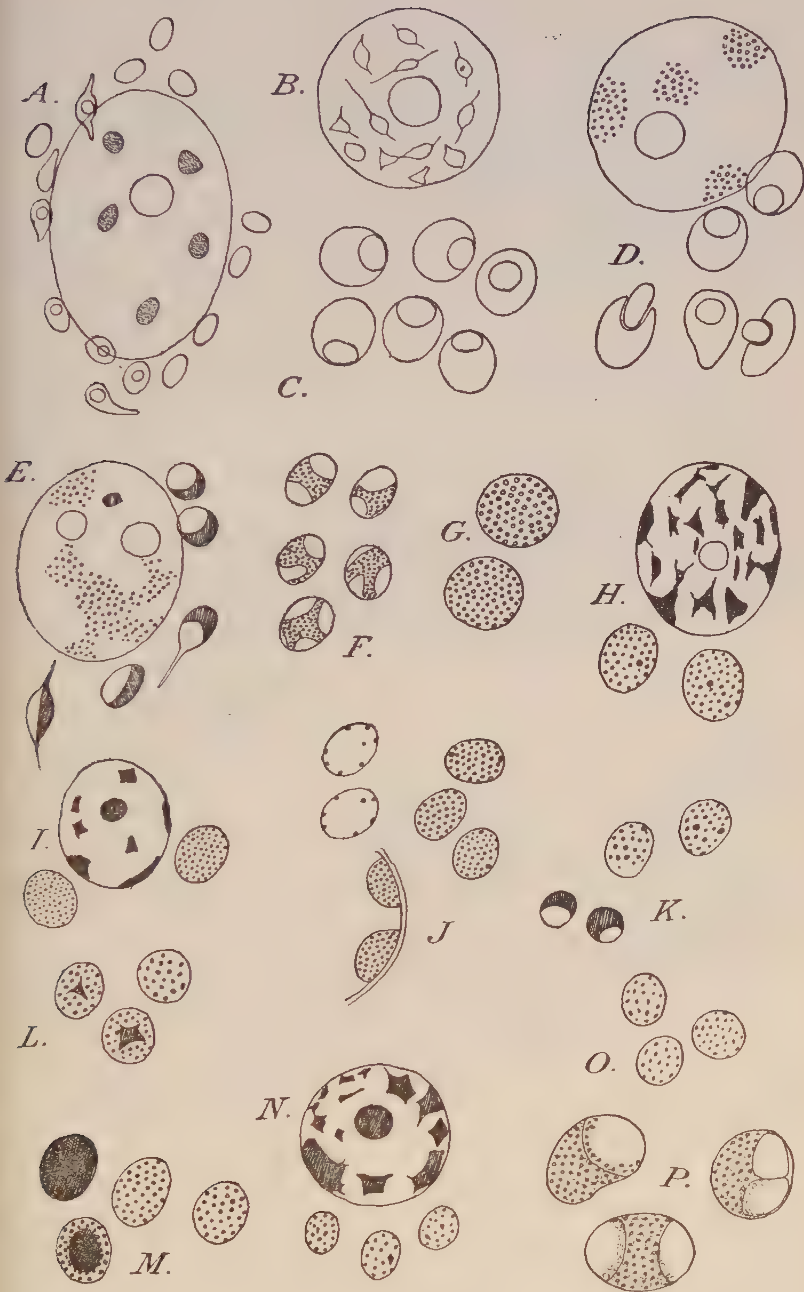

A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J
K.
L.
M.
N.
O.
P.

PLANCHE X

A. — *Tradescantia* sp., chloroplastes amylifères de la feuille, *in vivo*.

B. — Même exemple, aspects divers des chloroplastes, Nawasch. hémat.

C. — *Tinantia fugax*, chloroplastes *in vivo*.

D. — Même exemple, chloroplastes surcolorés avec des bulles claires et des vésicules, Regaud, hémat.

E. — Même exemple, chloroplastes avec *grana* et chondriosomes, Helly, hémat.

F. — Même exemple, B. Holl. hémat.

G. — *Iris germanica*, chloroplastes avec gouttelettes lipidiques et *grana*, *in vivo*.

H. — Même exemple, Nawasch. hémat.

I. — Même exemple, chloroplastes à contours irréguliers avec gouttelettes d'huile sur la marge, *in vivo*.

J. — Même exemple, chloroplastes très colorés, d'apparence homogène, B. Meves.

K. — Même exemple, cellule vasculaire, leucoplastes et chondriosomes.

L. — Même exemple, chloroplastes très colorés avec bulles claires, Regaud, hémat.

M. — *Agapanthus umbellatus*, noyau avec chromocentres composés et chloroplastes, Nawasch. hémat.

N. — Même exemple, noyau de cellule épidermique et leucoplastes de forme étoilée.

O. — *Ornithogalum* sp., chloroplastes avec structure alvéolaire et vésicules, chondriosomes, Regaud, hémat.

P. — *Aloe socotrina*, chloroplastes *in vivo* montrant des *grana* et des gouttelettes lipidiques.

Q. — *Beschorneria*, chloroplastes *in vivo*.

R. — *Ornithogalum longibracteatum*, chloroplastes *in vivo*.

S. — *Orn. scilloides*, chloroplastes *in vivo*.

T. — *Aloe socotrina*, chloroplastes, Helly, hémat.

U. — *Eucomis* sp., chloroplastes *in vivo*.

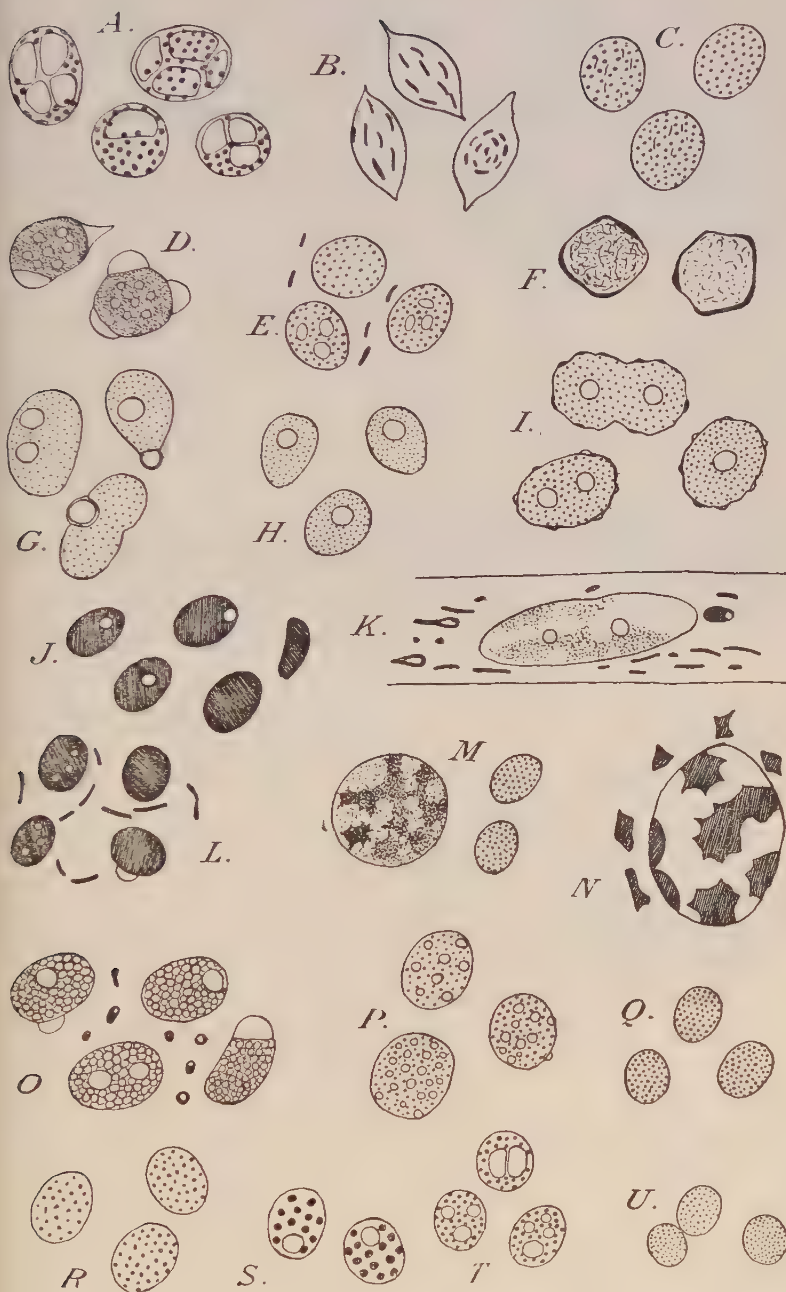

A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M
N
O
P.
Q.
R
S.
T
U.

PLANCHE XI

A. — *Lemna trisulca*, cellule s. épidermique ; chloroplastes avec amidon et *grana*, *in vivo*.

B. — *Elodea canadensis*, deux chloroplastes *in vivo*.

C. — Même exemple, chloroplastes et chondriosomes, Nawasch. hémat.

D. — Même exemple, Benda-Meves, hémat.

E. — Belladone, chloroplastes *in vivo*.

F. — Belladone, chloroplastes, Benda-Meves, hémat.

G. — Belladone, chloroplaste, de Zeeuw, hémat.

H. — Belladone, chloroplaste, Regaud, hémat.

I. — *Solanum jasminoides*, chloroplastes *in vivo*.

J. — *Hydrocotyle* sp., chloroplastes, les uns sans *grana* avec huile et amidon, les autres avec *grana* apparents, *in vivo*.

K. — Même exemple, Nawasch. hémat.

L. — Même exemple, Regaud, hémat., plastes fortement chromatiques avec vésicules.

M. — *Rumex acetosa*, chloroplastes *in vivo*.

N. — Même exemple, chloroplastes, aspect variable, Regaud, hémat.

O. — Même exemple, Benda-Meves, hémat.

P^1. — *Hedera helix*, chloroplaste montrant exceptionnellement des *grana in vivo*.

P^2. — Lierre à feuilles panachées, partie verte, chloroplastes, Nawasch. hémat.

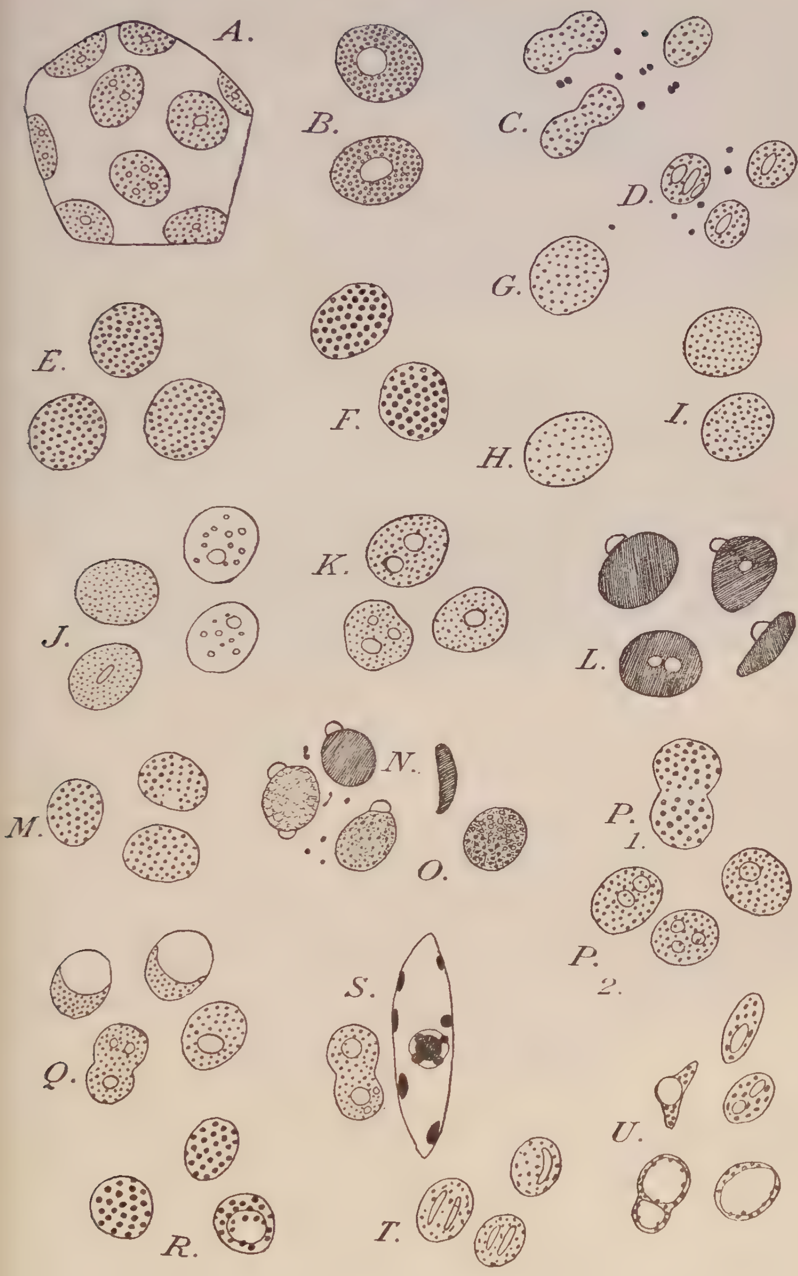
Q. — *Tropaeolum majus*, chloroplastes *in vivo* (deux d'entre eux sont vésiculisés et proviennent d'une cellule traumatisée).

R. — Même exemple, Regaud, hémat.

S. — Même exemple, chloroplaste et noyau avec de gros chromocentre Nawasch. hémat.

T. — *Nicotiana Tabacum*, Nawasch., hémat.

U. — *Cyclanthera explodens*, chloro-amyloplastes, Nawasch, hémat.


A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.
O.
P. 1.
P. 2.
Q.
R.
S.
T.
U.

Observations sur les chloroplastes des Algues et sur les constituants cytoplasmiques

par Pierre DANGEARD

Alors que les chloroplastes des Bryophytes et des Ptéridophytes comme ceux des Phanérogames se montrent constitués le plus souvent par un stroma et par des *grana* très petits à la limite de la visibilité microscopique, les chloroplastes des Algues apparaissent le plus souvent tout à fait homogènes : c'est la conclusion à laquelle sont arrivés en particulier M. Chadefaud (1935) dans ses études cytologiques sur des Algues très diverses et plus récemment Mme Feldmann (1940) dans sa Thèse sur les Céramiacées méditerranéennes. Cependant Geitler (1937) a pu observer vitalement des *grana* chez les *Nitella*, les *Chara* et chez les *Closterium* où ils seraient particulièrement difficiles à mettre en évidence.

Nous avons pensé à étudier spécialement les chloroplastes de certaines Algues en vue d'y reconnaître une structure si possible par la méthode vitale. En outre, on pouvait se demander si la méthode de fixation et de coloration appliquée avec succès, comme nous l'avons vu, aux Mousses et aux Phanérogames ne serait pas susceptible de donner des résultats chez les Algues, en permettant de mettre en évidence des *grana* non décelables autrement. Pendant longtemps on a cru, en effet, que les différents fixateurs donnaient des images essentiellement infidèles des chloroplastes ; cependant il est maintenant prouvé que même des fixateurs comme le Bouin ou le Nawaschine conservent très suffisamment la structure granaire des chloroplastes telle que l'observation vitale permet de l'observer.

Nos observations ont porté sur diverses Chlorophycées d'eau douce (*Spirogyra*, *Mougeotia*, *Cladophora*, *Oedogonium*,

Closterium, Vaucheria) ou marines (*Ulva, Enteromorpha*), enfin sur des Phéophycées et des Rhodophycées marines.

Le premier résultat que nous avons obtenu concerne la présence de *grana* indiscutables dans les chloroplastes de divers *Spirogyra*. Ces *grana* sont reconnaissables *in vivo* et après fixation Nawaschine ou Benda-Meves.

Nous avons examiné particulièrement une espèce de *Spirogyra* qui se développe dès le début du printemps, et même avant parfois, dans un bassin du Jardin Botanique de la ville. C'est un *Spirogyra* à une seule spire et dépourvu de replis membranaires sur les cloisons transversales. Il produit des zygospores suivant le mode scalariforme et dans des cellules peu ou pas renflées ; le diamètre des filaments est de 36 μ en moyenne, les zygospores ovoïdes ont 36 μ sur 66 μ de longueur. Ce *Spirogyra* semble voisin du *Sp. longata* (Vauch.) Kütz. Nous le désignerons sous ce nom, bien que nous ne puissions être certain qu'il s'agit bien de cette espèce.

L'avantage de cette espèce du Jardin Botanique pour les observations cytologiques tient à la disposition du chromatophore, qui est en ruban très faiblement incurvé en gouttière ce qui permet une bonne mise au point dans son plan ; or, cette condition est indispensable pour bien voir la structure de ce ruban chlorophyllien. Les pyrénoïdes, entourés de grains d'amidon, sont souvent assez espacés et réunis entre eux par une sorte de crête ou de nervure d'un vert foncé. Sauf au niveau de cette sorte de nervure, le chloroplaste montre admirablement sa structure granaire et bien que celle-ci soit plus facile à reconnaître dans les lobes du chromatophore, il est certain qu'elle existe partout. Les *grana* sont très petits et très serrés et il est possible d'en compter 3 ou 4 seulement sur une distance de 2 μ, c'est-à-dire par exemple sur la largeur d'un lobe du chloroplaste ; ils apparaissent réfringents, plus sombres que le fond vert du plaste, mais il n'est pas possible d'affirmer qu'ils sont eux-mêmes colorés ni à plus forte raison, qu'ils sont seuls colorés à l'exclusion du stroma (fig. A et B, Pl. XII).

Nous avons retrouvé des *grana* dans plusieurs autres espèces de *Spirogyra*. Ainsi, dans une espèce récoltée à Blanquefort, à cellules isodiamétriques et à ruban chlorophyllien unique et presque plan, les *grana*, très petits, mais certains,

se voyaient le plus facilement dans les lobes du chloroplaste qui se présentaient bien à plat ; ensuite il était facile de les retrouver dans toute l'étendue du chromatophore (fig. C, Pl. XII).

Dans une autre espèce de la même récolte ayant deux rubans chlorophylliens, les *grana* étaient assez nets pour qu'on puisse apprécier leurs formes et leurs distances respectives et il apparaissait que les *grana* ne sont pas répartis uniformément dans le chloroplaste et que leur forme n'est pas toujours exactement sphérique.

Chez les *Spirogyra* nous avons cherché à retrouver la structure de *grana* dans la chromatophore par la méthode des fixations suivies de coloration. Or, avec le *Sp. longata*, après fixation Nawaschine et coloration par l'hématoxyline, il n'est pas très difficile d'observer les *grana* sur les coupes tangentielles du ruban chlorophyllien ; il est indispensable de disposer d'un bon éclairage et de préparations bien colorées, car les *grana* sont peu chromatiques et ils apparaissent colorés en gris plus ou moins foncé avec l'aspect déjà observé *in vivo*. Avec une fixation Benda-Meves on obtient le même résultat, mais les *grana* se colorent mieux et ils se détachent plus nettement sur le fond du chloroplaste qui est lui-même chromatique.

Dans l'espèce de Blanquefort la structure des chloroplastes fixés au Nawaschine et colorés par l'hématoxyline est plus visible que dans le *Sp. longata*, mais les rubans chlorophylliens montrent les *grana* sous l'aspect de petits bâtonnets et non sous forme de grains ; en outre, nous devons signaler le long des chromatophores la présence de grains et de bâtonnets très chromatiques se colorant fortement et qui semblent bien être des chondriosomes. Dans une espèce de grande taille récoltée à Canéjan les chromatophores ont révélé également leur structure après fixation Nawaschine (fig. J, Pl. XII) : les *grana* se montrent comme des grains très nets, bien colorés ; certains d'entre eux sont en forme de petits bâtonnets. Dans ce *Spirogyra* également, les chondriosomes peuvent être conservés avec la fixation Nawaschine et ils apparaissent comme des bâtonnets extra-plastidiaux ou parfois appliqués le long des rubans chlorophylliens. On doit signaler également, dans ce *Spirogyra*, la présence presque constante, au voisinage immédiat des pyrénoïdes, de grains très chromatiques (fig. J) ;

la présence de ces grains noirs au contact des pyrénoïdes est parfois très frappante, mais leur nombre, leur taille et leur grosseur semblent variables. Peut-être s'agit-il de centrioles pyrénoïdiens comme il en a été signalé chez diverses Algues. Ils se voyaient également dans une préparation fixée au Regaud, alors que cette préparation très décolorée ne montrait plus de trace de chondriosomes.

La présence de chondriosomes chez les *Spirogyra* dans des préparations fixées au liquide de Nawaschine surprendra certainement bien des cytologistes. Elle est cependant indiscutable et comme le *Sp. longata* du Jardin Botanique nous en a montré lui aussi d'excellents exemples, nous allons revenir un peu sur cette question bien qu'elle soit un peu en dehors de notre sujet.

On sait que chez les *Spirogyra* les chondriosomes se présentent *in vivo* le plus souvent sous forme de bâtonnets, droits ou incurvés, ou encore de filaments ; ils sont particulièrement visibles dans le cytoplasme pariétal qui est très transparent et qu'on observe très facilement dans les intervalles situés entre les rubans chlorophylliens. Or, c'est dans cette situation et avec cette forme qu'on les observe également dans les préparations fixées (fig. E, Pl. XII). Ils se trouvent également sous forme de filaments onduleux, assez longs, parfois, le long des rubans chlorophylliens ou dans le voisinage du noyau (fig. F). Plus rarement, ils existent sous l'état de mitochondries granuleuses.

Il faut signaler, en outre, un aspect de ces chondriosomes qui est, sinon fréquent, du moins assez constant et très répandu : il s'agit d'éléments chromatiques en maillons de chaîne (fig. E, F) qui laissent voir en leur centre un espace clair ; peut-être s'agit-il d'un stade de la division des chondriosomes en bâtonnets ?

Les chondriosomes des *Spirogyra* ont fait autrefois l'objet des études de Guilliermond (1921) au moyen de la méthode de Regaud, puis d'observations vitales, (P. Dangeard 1925), qui ont montré leur présence dans toutes les espèce étudiées. Les chondriosomes sont accompagnés, au sein du cytoplasme, de granules très petits (*granula* ou cytomicrosomes). Ces derniers éléments ne sont pas mis en évidence ni par la méthode de Regaud ni par celle de Nawaschine.

Les *granula*, éléments très petits du cytoplasme, observés et décrits par nous pour la première fois chez les algues *Spirogyra* (1924) ont été considérés par certains auteurs comme faisant partie du chondriome (Mangenot, Chadefaud).

Pourtant, comme nous l'avons fait remarquer, ils ne sont pas mis en évidence par les méthodes mitochondriales. Nous avons, dès le début, envisagé ces particules comme des éléments figurés du cytoplasme fondamental qui ne serait donc pas toujours entièrement hyalin et homogène selon les vues classiques. Plus récemment, dans un ouvrage d'ordre général (1947), nous avons comparé ces *granula* aux éléments du cytoplasme fondamental découverts par Claude et Bensley en Amérique, dans diverses cellules animales et désignés par eux sous le nom de « microsomes ». Nous avons eu la satisfaction de voir que cette comparaison avait été reprise par J. Gautheret (1950) dans un livre récent. Celui-ci écrit, en effet : « Les chondriosomes ne sont pas les plus petits éléments contenus dans le cytoplasme. Si l'on observe attentivement les cellules de certaines Algues, Spirogyre, *Ceramium*, *Rhizosolenia*, etc., on y découvre, en effet, des granulations faiblement réfringentes dont la dimension est encore plus petite que celle des mitochondries et qui sont à peine visibles au microscope ordinaire. Ces organites minuscules ont reçu le nom de granulas.

Des corpuscules analogues d'un diamètre de l'ordre de 0,05 à 0,03 μ ont été découverts dans le cytoplasme des cellules animales, grâce à l'utilisation du microscope électronique.

Il semble bien qu'il y ait une identité entre ces corpuscules appelés « microsomes » et les granulas des cellules végétales.

Leur constitution chimique a été étudiée par Claude aux Etats-Unis, puis par Brachet en Belgique ».

Ainsi, d'après M. Gautheret, « microsomes » et *granula* seraient probablement une seule et même catégorie d'éléments cytoplasmiques. Il en résulte que nous aurions, dès 1924, sur l'humble *Spirogyra*, découvert un élément nouveau du cytoplasme dont s'occupent aujourd'hui de nombreux chercheurs en Amérique et ailleurs et que cet élément pourrait avoir une certaine généralité. Après nous être entendu dire que nos *granula*, observés chez les algues, n'étaient rien d'autre que

de banales mitochondries granuleuses, il y a là matière à une certaine satisfaction. La question ne manque pas d'intérêt et elle mérite d'être reprise un jour plus complètement.

Nous voudrions maintenant apporter quelques précisions nouvelles sur les *granula* des algues *Spirogyra*. Nous avons déjà fait remarquer qu'il n'était pas toujours possible de mettre en évidence ces éléments chez les diverses espèces du genre : certaines espèces, en effet, ont probablement des *granula* qui siègent au-dessous de la visibilité microscopique et pour cette raison demeurent invisibles. D'autre part, il semble que ces éléments peuvent se modifier sous certaines influences : ainsi, dans une grosse espèce de *Spirogyra*, récoltée à Gradignan et observée cinq jours après, les *granula* n'étaient plus reconnaissables, alors qu'ils étaient bien visibles le jour de la récolte ; nous pensons qu'il s'agit d'une diminution de taille subie par ces éléments et les rendant invisibles, plutôt que d'une disparition complète.

Nous avons essayé, sur diverses espèces, l'action des colorants vitaux (rouge neutre, violet Dahlia, vert Janus. Notre intention était de colorer, si possible, les *granula* et les chondriosomes et de préciser ainsi leurs caractères différentiels. Or, le rouge neutre, employé très dilué, fait souvent apparaître dans la couche cytoplasmique pariétale des *Spirogyra*, des plages de granules tout à fait dans la même situation que les *granula* et d'une taille comparable, mais absolument immobiles. En suivant la coloration, on la voit se faire peu à peu et il semblerait que ce soient les *granula* qui se colorent ; mais on doit souligner que dans les cellules atteintes par le colorant et dont le cytoplasme est encore non coloré la cyclose s'observe avec déplacements des chondriosomes, mais les *granula* ont disparu.

Dans certaines espèces, cependant, en pratiquant la coloration au rouge neutre avec beaucoup de ménagement, nous avons pu observer la coloration de grains cytoplasmiques alors que les *granula* continuaient à être charriés par la cyclose et demeuraient non colorés. Ensuite, alors que les *granula* circulent toujours, nous avons pu voir se former de petits amas de minuscules grains rouges : ces amas sont incontestablement dans le cytoplasme de la couche pariétale où on les voit légèrement déplacés en bloc par les courants, comme

s'ils subissaient quelques chocs. Ces amas font penser à des sortes de scories qui se seraient déposées au sein d'une matière fluide. Il s'agit évidemment de grains nés par précipitation et dont le nombre augmente peu à peu jusqu'à donner des plages importantes et irrégulières de grains colorés en rouge; ceux-ci deviennent particulièrement abondants dans la concavité du ruban chlorophyllien. A ce stade on peut encore voir les *granula* circuler normalement, mais ils sont devenus très peu visibles.

Le violet Dahlia donne des résultats très analogues aux précédents. Les *Spirogyra* supportent bien une certaine concentration de ce colorant : ainsi dans une espèce venant de Canéjan nous avons observé que des cellules devenues légèrement violacées, par coloration de leurs membranes et de leurs vacuoles, conservaient une cyclose normale de leurs *granula*. Ceux-ci demeurent inchangés, alors que les chondriosomes se montrent hypertrophiés et même, pour la plupart, en forme d'assez grosses vésicules rondes. Ni *granula* ni chondriosomes ne se colorent et finalement se forment, dans le cytoplasme, de petits amas immobiles de grains colorés en violet; ces grains rappellent les *granula* par leur aspect, mais il s'agit en réalité de précipitations sous l'influence du colorant, car les *granula* continuent à se déplacer et ne prennent aucune coloration.

Un fait intéressant mérite d'être signalé : c'est la grande résistance de ces *granula* que nous n'avons jamais vus s'hypertrophier ou se cavuliser. A la fin de l'observation les précipités augmentent de quantité et les *granula* se montrent animés de mouvements désordonnés à caractère plus ou moins browniens.

Sur le même *Spirogyra* de Canéjan nous avons fait l'essai d'une coloration au vert Janus. Nous avons pour cela employé une solution faiblement teintée ajoutée sur le bord de la lamelle. Ce colorant semble peu nocif. La cyclose continue alors que le colorant a donné une teinte appréciable aux filaments (par imprégnation de la membrane et aussi sans doute, par coloration de la vacuole centrale). Or, dans ces conditions, nous n'avons pas vu se faire de coloration ni des *granula*, ni des chondriosomes (ces derniers finalement prennent une forme arrondie dans les cellules un peu altérées) et

il ne se fait pas non plus de précipitation ni de coloration ailleurs, soit dans la cytoplasme soit dans la vacuole centrale. L'examen d'une cellule située à l'extrémité d'un filament est particulièrement instructive. Sous l'influence du colorant il se produit une nécrose dans la partie terminale avec des précipitations et une distorsion du ruban chlorophyllien, alors que la région distale de la même cellule possède une cyclose encore à peu près normale. Finalement aucune coloration vitale par le vert Janus n'a été obtenue ni pour les chondriosomes, ni pour les *granula*.

On voit donc que les résultats obtenus au moyen de colorations vitales ménagées chez les *Spirogyra* permettent de mettre en évidence des précipitations directes au sein du cytoplasme sous l'influence de certains colorants. Cette précipitation est à distinguer soigneusement de celle qui s'opère dans le vacuome; elle est d'autre part compatible avec une vitalité conservée s'exprimant par une certaine cyclose. Par ailleurs, les chondriosomes des *Spirogyra* se sont montrés réfractaires à la coloration vitale au vert Janus et au violet Dahlia. Les *granula* se montrent également réfractaires à la coloration vitale. Ils semblent différer des chondriosomes non seulement par leur petite taille et leur non conservation par les méthodes mitochondriales, mais encore par l'absence de cavulation ou de gonflement hypertrophique dans les conditions pathologiques qui agissent dans ce sens sur le chondriome.

En dehors des *Spirogyra* nous avons encore noté la présence de *grana*, *in vivo*, dans les chromatophores d'une espèce de *Mougeotia* où ils sont assez faciles à voir, mais où il est difficile d'apprécier leur forme avec certitude (fig. G). Chez les *Zygnema*, la présence de nombreuses physodes gène souvent l'observation du chromatophore, cependant, avec un peu d'entraînement, on arrive à bien mettre au point sur le plan du chromatophore et à distinguer nettement l'existence de *grana*. L'aspect de la structure est sensiblement celui qu'on obtient chez les *Spirogyra*, mais la résolution des *grana* est un peu plus difficile à obtenir que dans ce dernier genre. L'observation vitale ne permet d'apprécier ni la forme, ni le nombre des *grana*, mais elle est très sûre cependant. Les *grana* semblent tous ronds et ils sont disposés côte à côte d'une manière dense. Il est impossible d'apprécier leur coloration.

Souvent, chez les *Zygnema*, les *grana* sont à la limite de la visibilité. Après fixation le résultat est meilleur et nous avons observé que le chromatophore est bien constitué avec des *grana* très petits fixant l'hématoxyline. Ces *grana* sont ronds et assez souvent en bâtonnets ; ils sont assez espacés dans les digitations du chromatophore.

Nous avons étudié également de près la structure des chromatophores chez un *Cladophora* recueilli dans le ruisseau du Rebedech près de Bordeaux : il s'agit probablement du *Cl. glomerata*.

La mise en évidence des *grana* chez ce *Cladophora* rencontre de sérieuses difficultés. Nous avons cependant reconnu cette structure assez nettement pour être affirmatifs (fig. L, M). Nous avons pu penser tout d'abord que cette structure pourrait correspondre, non à de véritables *grana*, mais à du protoplasme granuleux situé au-dessus de la couche des plastes, mais il faut écarter cette hypothèse, car dans certaines régions où la couche plastidaire laisse libre des intervalles, ceux-ci ne sont pas occupés par une matière granuleuse d'aspect comparable ; d'ailleurs les *grana* des chloroplastes sont immobiles, tandis que les granulations du cytoplasme peuvent être vues en déplacement. Dans certaines observations nous avons compté 5 ou 6 *grana* sur une distance de 2 μ ; dans d'autres circonstances nous n'en avons vu que 3 ou 4 sur cette même distance. Dans certaines cellules les *grana* sont difficiles à résoudre et les chloroplastes apparaissent à peu près homogènes. Il n'est pas douteux que les *grana* chez ce *Cladophora* sont difficiles à voir en moyenne.

Chez ce *Cladophora* du Rebedech une fixation au liquide de Nawaschine suivie de coloration à l'hématoxyline nous a permis de confirmer l'existence des *grana* dans les chloroplastes (fig. N). Ceux-ci apparaissent parfois comme de petites baguettes ou de petits bâtonnets, surtout dans le chloroplaste vu de profil ; autour des grains d'amidon, particulièrement, les *grana* se présentent comme des bâtonnets ou même des filaments colorés ; d'autre part, parmi les *grana*, certains sont plus gros que les autres et plus colorés ; il apparait donc que les *grana* sont hétérogènes et inégalement chromatiques. Le fond du chromatophore étant lui-même assez chromatique les *grana* se montrent répartis d'une ma-

nière dense sur ce fond stromatique se colorant fortement.

Les autres Chlorophycées d'eau douce qui nous ont montré une structure de leurs chromatophores sont des *Chara*, des *Œdogonium* et des *Closterium*. Le *Closterium rostratum* Ehrenberg, que nous avons examiné par exemple, s'est montré très favorable à l'étude de la structure du chromatophore. Celui-apparaît très finement granuleux par suite de la présence en son sein de *grana* très petits et très nombreux. Chez une autre espèce de grande taille, voisine de *Cl. Ehrenbergii*, les *grana* se présentent *in vivo* comme des bâtonnets allongés suivant la direction des crêtes longitudinales du chromatophore. Chez d'autres *Closterium* nous n'avons pas pu mettre en évidence de *grana* : ainsi dans une espèce non déterminée, récoltée à Gradignan, le chromatophore examiné sur l'algue vivante montrait l'absence de *grana*, mais d'autre part il était possible de constater une structure réticulée assez régulière de ce même chloroplaste ; cette structure était reconnaissable, non seulement en surface, mais en profondeur, dans la masse de ce chromatophore volumineux qui se trouvait ainsi subdivisée en alvéoles à contour polygonal. La structure réticulée de ces gros chloroplastes des *Closterium* est encore confirmée dans les études après fixation et coloration. Il n'est donc pas douteux que les chloroplastes importants rencontrés chez les *Closterium* ont une nature complexe et que celle-ci ne peut pas être réduite au schéma habituel ; la présence de ce réseau dans le stroma du chromatophore nous remet en mémoire cette règle biologique : dès qu'un organe atteint un certain volume il doit, pour fonctionner, se subdiviser en territoires distincts. Chez un *Chara* que nous avons étudié les *grana* étaient assez gros, mais très estompés, très peu réfringents. On pouvait en compter deux ou trois dans la largeur du plaste ; ils avaient un contour circulaire. Nous avons également retrouvé ces *grana* sur des échantillons fixés et colorés (Bouin, Nawaschine). Geiltler avait déjà cité l'existence de *grana* chez les Nitelles et les *Chara* (fig. D).

Par contre, dans le genre *Vaucheria*, les chloroplastes examinés dans les meilleures conditions nous ont toujours paru homogènes.

Chez les Chlorophycées marines nous avons examiné à plusieurs reprises des *Enteromorpha* et des *Ulva*. Dans le

premier genre nous ne saurions être affirmatif au sujet de la présence de *grana* : les espèces de ce genre ne sont guère favorables à ces études car souvent aucune partie de leurs chromatophores ne se montre bien étalée. Il n'en est pas de même chez les *Ulva* et nous croyons pouvoir affirmer la présence de *grana* dans les chloroplastes de l'*Ulva lactuca* ; assurément l'observation en est délicate et c'est surtout une question de bonne mise au point sur le plan du chloroplaste lorsque celui-ci revêt la face proximale de la cellule au-dessous de la membrane (fig. I).

En résumé d'assez nombreuses Chlorophycées possèdent des chloroplastes hétérogènes où des *grana* peuvent être plus ou moins facilement mis en évidence. De ce nombre sont les *Spirogyra, Mougeotia, Zygnema, Closterium, Œdogonium, Cladophora*, les *Ulva* et les *Chara*. Par contre, les *Vaucheria* ont des chloroplastes homogènes sans *grana* microscopiquement reconnaissables.

La question se posait de savoir si nous trouverions des *grana* chez les Phéophycées et chez les Rodophycées soit par la méthode vitale soit après fixation et coloration.

Or, l'examen des cellules de nombreuses Rhodophycées nous a toujours montré des plastes d'aspect absolument homogène *in vivo*. Cependant chez divers *Acrochaetium* et chez des *Rhodocorton* nous avons observé à diverses reprises l'apparence finement granuleuse des rhodoplastes ; de là à conclure à l'existence de *grana* il n'y avait pas loin. Après étude nous avons conclu qu'il n'en était rien et ce que l'on pourrait prendre pour des *grana* sont, en réalité, de très fines granulations de nature inconnue qui sont appliquées contre la surface des plastes qu'ils tapissent d'une couche régulière et continue ; ces éléments ne font donc pas partie de la structure du plaste, mais lui sont extérieurs. Les espèces que nous avons étudiées sont particulièrement l'*Acrochaetium caespitosum* et le *Rhodocorton floridulum*. Chez le *Rhodocorton* les plastes sont très beaux, très découpés et comme frangés sur les bords ce qui leur donne un aspect très curieux. Ces ramifications et ces nombreuses découpures auxquelles s'ajoute la présence d'un pyrénoïde, contribuent à faire de ces rhodoplastes de *Rhodocorton* un exemple de complexité probablement unique dans le groupe des Floridées.

Il était indiqué de rechercher l'existence de *grana* chez diverses Floridées au moyen de fixations suivies de coloration. Nous avons étudié ainsi le *Ceramium rubrum*, le *Rytiphlaea pinastroides*, le *Pterosiphonia complanata*, le *Plocamium coccineum*, après fixation Nawaschine et coloration par l'hématoxyline ferrique, l'*Asparagopsis armata* après fixation Bouin-Maire et coloration par l'hématoxyline. Dans le *Ceramium* la plupart des rhodoplastes apparaissent absolument homogènes ; parfois on note une structure hétérogène, mais qui n'a rien de commun avec la présence de *grana*. Il en est de même chez le *Pterosiphonia*. Par contre, dans le *Rytiphlaea* les rhodoplastes se montrent fréquemment hétérogènes : ils se signalent par un contour coloré formant une sorte de liséré chromatique ; en outre, dans l'intérieur du plaste, se remarquent des taches colorées et des granules ; dans certains cas, il y a nettement l'apparence de *grana* (grains ou petits bâtonnets).

Chez l'*Asparagopsis armata* les plastes se sont montrés fortement chromatiques, mais homogènes. Des chondriosomes semblent conservés malgré la fixation Bouin-Maire qui les détruit habituellement.

BIBLIOGRAPHIE

CHADEFAUD (M.). — Le cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes. Thèse, Paris, 1935.

— Caractères cytologiques remarquables d'un Spirogyre. *C. R. Ac. Sc.*, 1945, **220**.

CHIFFLOT (J.) et GAUTHIER (C.). — Sur le mouvement intraprotoplasmique à forme brownienne des granulations cytoplasmiques. *Journ. de Bot.*, 1905, **19**.

DANGEARD (P.). — Quelques remarques nouvelles sur le cytoplasme des Spirogyres. *Rev. algolog.*, 1924, **1**, 422-428.

— Cytologie végétale et cytologie générale. Paris, 1947.

FELDMANN (Mme). — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Thèse Alger, 1940.

GAUTHERET (J.). — La cellule. Principes de cytologie générale et végétale. Paris, 1949.

GEITLER (L.). — Uber den granenbau der Plastiden. *Planta*, 1937, **26**, 463.

GUILLIERMOND (A.). — Sur le chondriome des Conjuguées et des Diatomées, *C. R. Soc. Biologie*, 1921, **85**.

MANGENOT (G.). — Sur les constituants morphologiques de la cellule des Spirogyres. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, **101**, 663.

PLANCHE

PLANCHE XII

A, B. — *Spirogyra* du Jardin Botanique, partie d'un ruban chlorophyllien montrant les *grana*, *in vivo*. Gr. 1250.

N. B. — La disposition concentrique des *grana*, visible en A est artificielle.

C. — *Spirogyra* de Blanquefort, partie d'un ruban chlorophyllien montrant les *grana*, *in vivo*. Gr. 1250.

D. — *Chara* sp. chromatophores avec *grana* et chondriosomes. Gr. 1250.

E. — *Spirogyra* du Jardin Botanique, coupe passant par le noyau montrant des chondriosomes en bâtonnets et corps en maillons de chaîne. Nawaschine, hématox. Gr. 1250.

F. — Même espèce, chromatophore avec *grana*, chondriosomes, corps en maillons de chaîne, noyau. Nawaschine, hématox. Gr. 1250.

G. — *Mougeotia* sp., partie d'un chromatophore avec *grana* et physodes, *in vivo*. Gr. 1250.

H. — *Spirogyra* du J. Bot., partie d'un ruban chlorophyllien avec *grana* et chondriosomes, Benda-Meves, Gr. 1250.

I. — *Ulva lactuca*, cellule montrant le chromatophore avec des *grana*, *in vivo*. Gr. 1250.

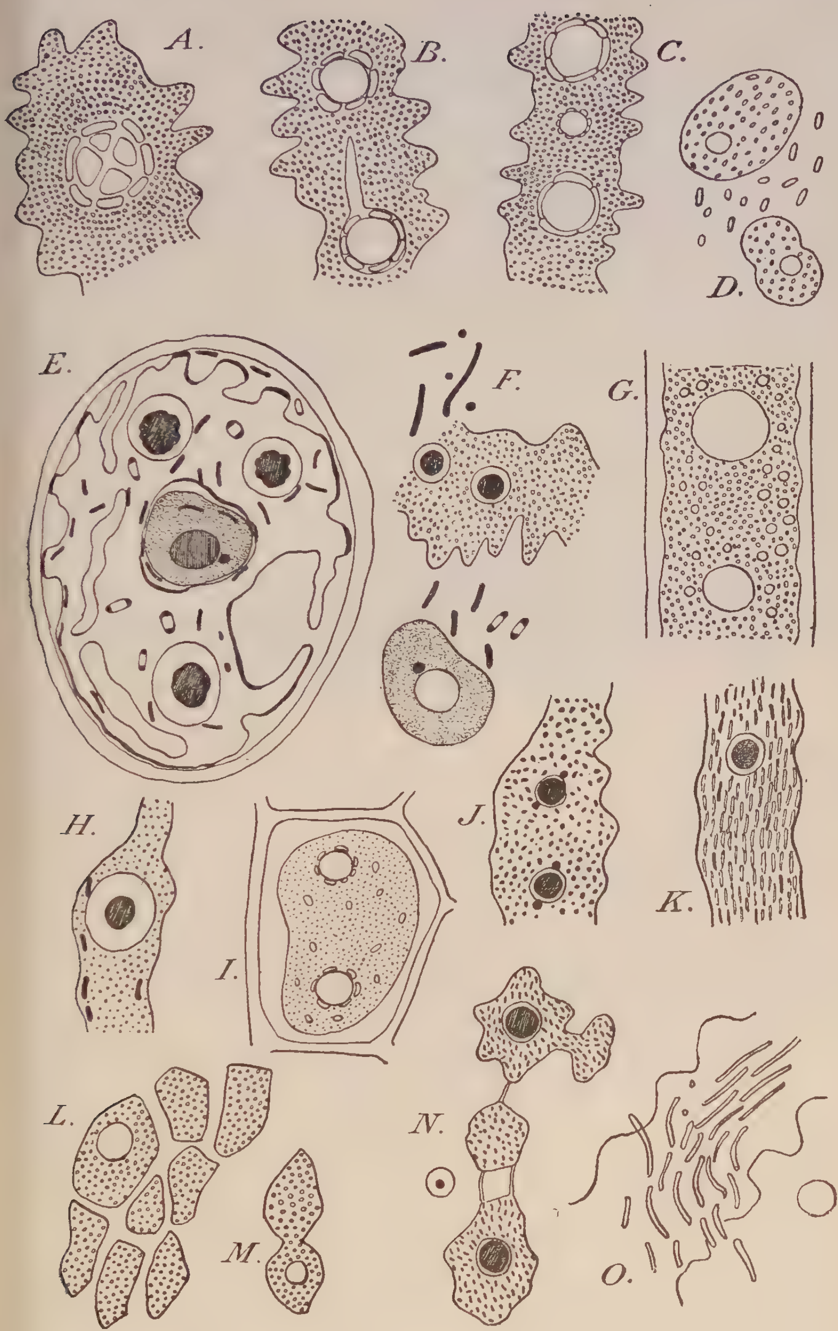
J. — *Spirogyra* de Canéjan, partie d'un chromatophore avec des *grana*, Nawaschine, hématox. × 1250.

K. — *Spirogyra* de Blanquefort, partie d'un chromatophore avec des *grana* en bâtonnets et des chondriosomes, Nawaschine, hématox. × 1250.

L, M. — *Cladophora glomerata*, chromatophores avec *grana*, *in vivo*. × 1250.

N. — Même espèce, Nawaschine, hématoxyline. × 1250.

O. — *Spirogyra* de Gradignan, chondriosomes *in vivo*. × 1250.


A.
B.
C.
D.
E.
F.
G.
H.
I.
J.
K.
L.
M.
N.
O.

Recherches sur l'action comparée de l'eau et de l'acide acétique sur le chondriome de certaines cellules végétales

par P. de PUYTORAC

INTRODUCTION

Depuis longtemps les cytologistes avaient tenté de s'orienter dans la voie expérimentale, mais il fallait d'abord « créer des méthodes, réfléchir sur des techniques, apprendre à les manier et à les adapter à la pensée ». Grâce au progrès expérimental une nouvelle étape a pu être franchie et aujourd'hui la cytologie, après avoir été pendant longtemps une science purement morphologique, sort de plus en plus du domaine descriptif pour pénétrer dans le domaine de la physiologie cellulaire. Il ne suffit plus de connaître la structure de la cellule, il faut établir les liens existants entre cette structure et l'activité vitale. C'est en fonction des variations du métabolisme, par exemple, qu'il faut étudier les variations de structure des éléments cellulaires.

Aussi, lorsqu'il y a quatre ans, M. le Professeur P. Dangeard voulut bien nous accepter dans son laboratoire, c'est vers un travail de cytologie expérimentale qu'il nous a orienté. Il nous fit comprendre l'intérêt qu'il y aurait à appliquer les méthodes expérimentales à l'un des constituants cellulaires le plus étudié, mais dont l'activité physiologique reste des plus obscures : le chondriome.

Or, dans un récent mémoire, M. P. Dangeard avait apporté aux cytologistes une nouvelle « méthode d'étude expérimentale de la cellule vivante qui consiste essentiellement à créer des modifications réversibles dans le cytoplasme et dans le noyau et à suivre l'évolution ainsi déterminée, soit dans un

sens, soit dans l'autre ». Il nous encouragea à poursuivre, sur un matériel nouveau, cette question sur laquelle il nous apportait de nombreux documents.

Le but de ce travail fut donc d'étudier les transformations réversibles et les altérations que subit le chondriome de certaines cellules végétales placées dans des conditions de milieu différentes des conditions normales et, d'observer en même temps, les variations concomitantes de la vitalité de ces cellules.

Que M. Dangeard, dont la haute compétence nous fut d'un grand secours, veuille bien trouver ici l'expression de notre plus vive gratitude et de notre profonde et respectueuse reconnaissance. Nous lui renouvelons nos remerciements pour sa bienveillance et pour l'intérêt qu'il a bien voulu prendre à ces recherches.

PREMIÈRE PARTIE

QUELQUES DONNÉES GÉNÉRALES SUR LES MITOCHONDRIES

Les mitochondries, inclusions cytoplasmiques considérées comme vivantes, ont pu être observées dès que les cytologistes ont disposé de moyens d'études convenables. L'examen de figures antérieures à 1880 montre que dès cette époque elles avaient été aperçues. La priorité de la découverte des mitochondries a été discutée car, beaucoup d'auteurs, sans doute simultanément, ont observé des granules dont certains étaient bien des mitochondries. Mais ce qui était essentiel, et c'est là un des mérites d'Altmann, c'était de montrer que ces petits grains étaient un constituant général et permanent de toutes les cellules. La belle période d'étude qui devait nous donner un ensemble considérable de travaux descriptifs s'étend de 1900 à 1920 avec les recherches de Benda, Meves, Smirnow, Nicolosi-Roncati, Bonaventura, Duesberg, et Hoven, A. Pensa, Lewitsky, Michaelis, Laguesse, Laguesse et Debeyre, Fauré-Frémiet, Romieu, R. et H. Lewis, Guilliermond, P. A. Dangeard.

Depuis 1880, toutes les observations faites par ces auteurs ont été poursuivies et améliorées. Récemment on a réussi à observer des mitochondries sur des organes entiers sans prélever de coupe et en examinant simplement la surface. Des auteurs allemands ont pu de la même manière suivre les modifications de structure des mitochondries des cellules pancréatiques au cours de la sécrétion.

Depuis longtemps une interprétation intelligente et raisonnée des méthodes d'étude histologique avait permis de faire des hypothèses sur la nature chimique des mitochondries et d'admettre qu'elles étaient constituées d'un complexe lipoprotéique. Aux résultats de la cytochimie qui se fait sous le microscope, devaient s'ajouter ceux de l'analyse chimique proprement dite, grâce à la séparation et à l'isolement *in vitro* des mitochondries, suivant la technique de Bensley (1934), modifiée par Hoerr (1943). Les travaux de Bensley (1934), de A. Goerner et M. Goerner (1939), de Claude, (1941-43-44), de Chargaff (1942), apportèrent la démonstration directe de la constitution lipoprotéique des mitochondries (27 % de lipides, le reste étant surtout constitué de protides).

Aucun constituant cellulaire n'a soulevé plus de discussions suscitant de nouvelles recherches. Néanmoins nous ne possédons pas plus de connaissances précises à son sujet que nous n'en avons sur les microsomes pourtant tout dernièrement découverts.

Toutes les fonctions possibles ont été successivement attribuées au chondriome, Leur intervention dans la genèse de certains constituants anatomiques a été avancée par Meves, Duesberg, Lévi, Naville, Favre, Regaud, Firket, Leplat, Dop... ainsi que leur rôle possible dans l'élaboration de produits paraplasmiques divers (Regaud, Noël, Hoven...). On pouvait espérer cependant que les méthodes cytochimiques permettraient de préciser la part prise par le chondriome dans l'élaboration des divers matériaux de réserve d'une cellule spéciale trés étudiée : l'oocyte. Mais comme le note J. Brachet, « les recherches cytochimiques... ne nous renseignent que sur la localisation topographique des substances décelées ».

D'après Cowdry et Lecomte du Nouy la substance mitochondriale apparaît comme réalisant le maximum de surface

avec le minimum de matériel. D'autre part, des diastases ont pu être mises en évidence au niveau du chondriome (Marinesco, M. Prenant, Mangenot). Aussi pense-t-on aujourd'hui, que les enzymes, dans la cellule, sont disposées en une couche monomoléculaire à la surface des supports solides que sont les mitochondries. Dans cette hypothèse ce n'est plus le support tout entier qui aurait de l'importance, mais seulement l'interface mitochondrie-cytoplasme.

On ignore enfin si les mitochondries sont douées de continuité génétique. Pour certains auteurs il en serait bien ainsi pour d'autres, il y aurait possibilité de néoformation de substance mitochondriale au sein même du hyaloplasme. Les arguments les plus importants qui font admettre que les mitochondries proviennent uniquement de chondriosomes préexistants sont les observations de différents auteurs (Meves, Wilson,...) sur la continuité du chondriome dans les cellules sexuelles et celle de Fauré-Frémiet sur la mitose de *Carchesium polypinum* (1911) où ce savant a vu la division des mitochondries accompagner parfois celle du noyau. Pourtant, dès 1910, Fauré-Frémiet envisageait la possibilité d'une néoformation des mitochondries par gélification secondaire du protoplasme. Mayer, Ratherey et Schaeffer, admettent également que selon les conditions de vie de la cellule, la substance mitochondriale peut être diffuse ou précipitée à l'état de chondriosomes. Gutherie soutient de son côté que les lipides du cytoplasme, en se combinant avec les protéines, donneraient naissance à un complexe dont la précipitation formerait le chondriome. Chambers, W. H. et M. R. Lewis et Levi inclinent à supposer la néoformation par gélification du hyaloplasme. Cette idée ne serait pas en désaccord avec quelques opinions encore plus récentes. En effet, si Claude considère les mitochondries comme des entités physiques définies, Bensley voit en elles une phase coacervée. Les coacervats sont formés de petites gouttelettes qui s'accolent après avoir éliminé une partie de l'eau liée qui formait une enveloppe circulaire autour de chacune d'elles. Si les circonstances sont favorables, les globules ainsi constitués deviennent distincts au microscope. Si l'on accepte l'idée que les mitochondries ne sont pas des unités morphologiques définies mais, plutôt qu'il y a une substance mitochondriale — sorte de phase coacervée dans le

cytoplasme — susceptible de prendre les aspects morphologiques les plus différents suivant les réactions métaboliques de la cellule, il est évidemment plus aisé de croire à une néoformation possible de cette substance dans certaines conditions particulières.

DEUXIÈME PARTIE

Matériel

Nos expériences ont porté sur les cellules des tubercules de Chicorée (*Cichorium intybus*) (L), de Carotte (*Daucus carota*) (L), et les cellules de l'épiderme du bulbe d'Oignon (*Allium cepa*) (L).

Technique

1° *Observation vitale.* — La plupart de nos recherches reposent sur l'observation de cellules vivantes. Les cellules épidermiques des divers organes végétaux ainsi que les cellules cultivées *in vitro* se prêtent admirablement à une observation vitale. L'étude de lambeaux de tissus, de fragments d'organe soulève par contre quelques difficultés. Pour l'examen des tissus de Chicorée et de Carotte nous avons fait des coupes au rasoir, à main levée. Les coupes comprennent en général trois assises de cellules, l'assise inférieure et supérieure étant constituées par les cellules sectionnées. L'assise moyenne est formée de cellules presque toujours intactes et non altérées par le choc opératoire. Mais deux effets différents et qui ne semblent pas en contradiction peuvent alors se produire :

a) Sous l'influence du traumatisme la cyclose s'arrête. Au bout de quelques minutes il y a apparition de mouvements browniens, trépidation des globules lipidiques, puis rétablissement de la cyclose qui reprend sa vitesse selon une courbe ascendante jusqu'à une valeur qui représente la cyclose normale.

b) Ou bien la cellule immédiatement examinée présente au contraire une cyclose activée, exagérée, pouvant aboutir

à la circulation extrêmement rapide des particules animées de mouvements de trépidation. Puis il y a diminution progressive de cette cyclose qui, dans quelques cas, ne reprend pas aussitôt sa vitesse normale et s'arrête pendant un certain temps. Nous avons monté nos coupes dans l'eau ordinaire qui nous a toujours permis de faire des observations de durée prolongée. A condition de n'exercer à aucun moment une pression exagérée sur la lamelle, de n'employer que rarement et pour peu de temps l'éclairage électrique, de renouveler fréquemment l'eau de montage, nous avons pu échelonner nos observations sur plusieurs jours et même conserver longtemps sous l'objectif 1/12e, des cellules présentant une image de vie parfaite. Pour reconnaître que les cellules n'étaient pas altérées, nous nous sommes basé sur les caractères suivants : cyclose régulière et continue, noyau de faible réfringence, cytoplasme parfaitement homogène, chondriosomes non épaissis ni vésiculisés. Pour toutes les cellules que nous avons étudiées, l'eau ordinaire nous a toujours paru un bon liquide de montage qui n'a jamais provoqué la cavulation du chondriome si ce n'est à très longue échéance. Les cellules de néoformation formant les pseudothalles à la surface des fragments mis en culture ont été en général examinées en chambre de Van Tieghem. Leur membrane cellulosique mince, facilement perméable, les rend, en effet, particulièrement fragiles.

L'emploi des colorants vitaux pour l'étude du chondriome ne nous a pas paru d'un très grand avantage, sauf pour l'étude des cellules du parenchyme libérien de la carotte. Sur ce matériel nous avons pu réaliser de doubles colorations au rouge neutre (au 1/1000e) et au vert Janus (au 2/10.000^e).

Nos recherches nous ont conduit à faire des cultures de tissus. Grâce au « Manuel technique de culture des tissus végétaux » de R. J. Gautheret, nous avons pu obtenir de bons résultats.

2° *Fixation*. — Le fixateur que nous avons le plus utilisé est celui de Regaud, dont l'action fut éprouvée au cours de nombreux travaux de cytologie. Les fragments de tissus sont introduits dans le mélange :

Mélange N° IV	Solution aqueuse de bichromate de K à 3 % ...	4 parties
	Formol neutre à 40 %	1 partie

Après 4 jours de fixation, le matériel est postchromisé 4 jours puis lavé 24 h. à l'eau courante. Nous avons employé aussi le mélange de Benda-Meves dont la composition est la suivante :

Ac. Chromique à 1 %	10 vol.
Ac. Osmique à 2 %	2 vol. 5
Ac. Acétique crist.	1 goutte.

L'acide osmique est réduit au contact des graisses et donne un dépôt d'osmium métallique.

On fixe pendant 24 h. ; on postchromise pendant 8 jours à froid et on lave pendant 24 h. Dans un but de comparaison nous avons employé la méthode de Tupa recommandée par Noel. Son avantage de supprimer la postchromisation ne nous a pas paru compenser ses inconvénients.

3° *Coloration.* — Nous nous sommes servi de la coloration par l'hématoxyline de Heidenhain et de celle par la fuschine acide selon Altmann.

4° *Illustration.* — La reproduction des images que nous avons observées a toujours été effectuée par le dessin. Le grossissement des figures est environ de 1.200. Parfois nous avons dû employer un grossissement supérieur.

CHAPITRE PREMIER

CICHORIUM INTYBUS (L). (Composées liguliflores)

Le chondriome des cellules du tubercule de Chicorée présente un aspect différent suivant les tissus auxquels on s'adresse. Les cellules de l'assise subéro-phellodermique et du parenchyme vasculaire ont surtout des chondriocontes allongés, avec quelques formes en haltère, de courts bâtonnets et de rares mitochondries granuleuses. L'observation vitale de tous ces éléments est des plus aisée sans le secours d'une coloration vitale quelconque. Leurs mouvements sont de deux sortes : d'une part, les mouvements de translation du chondrioconte tout entier d'un point à l'autre de la cellule, d'autre

part, les mouvements de courbure et d'inflexion du chondrioconte.

Les cellules du parenchyme libérien externe, de l'assise cambiale libéroligneuse, et celles qui entourent directement les vaisseaux ont moins de chondriocontes, davantage de bâtonnets de longueur variable et surtout les formes granuleuses y sont beaucoup plus nombreuses (fig. I).

Des plastes de même réfringence que les mitochondries, prennent, au cours de la cyclose, les formes les plus variées (de massue, d'haltère, de filament d'épaisseur plus ou moins uniforme ou noduleux...). Ces déformations se produisent aussi bien lorsque les leucoplastes paraissent immobiles dans un coin de la cellule. Très souvent, à leur intérieur, des vésicules se créent ou disparaissent sous les yeux de l'observateur.

I. — Action de l'eau

a) Historique

Les chondriosomes sont réputés comme étant les éléments les plus fragiles de la cellule et leur extrême sensibilité vis-à-vis des actions osmotiques est bien connue. De nombreux auteurs ont rapidement retrouvé l'altération décrite par Prowazek sous le nom de cavulation (Fauré-Frémiet, W. H. et M. R. Lewis, Ciaccio, Bang et Sjovall... pour la cellule animale, Lewitsky, Rudolph, Guilliermond pour la cellule végétale).

En examinant divers épidermes montés dans l'eau, Guilliermond a constaté que les cellules présentent presque immédiatement toute une série d'altérations se traduisant par des phénomènes cytoplasmiques (formation de petites vacuoles au sein du hyaloplasme...) et par un gonflement appréciable des chondriocontes qui se vésiculisent. La cavulation a été considérée comme la seule transformation possible du chondriome par l'hypotonie et l'idée s'est imposée peu à peu que cette altération était rapide, immédiate même, inévitable et irréversible. Pourtant Bang et Sjovall (1916) en soumettant des foies de Grenouille à une solution hypotonique ont constaté que le chondriome normalement constitué de longs chondriocontes, se transforme et n'est plus représenté que par des boules arrondies. En les plaçant dans des solutions isotoni-

ques ou faiblement hypertoniques, ils remarquèrent que les chondriocontes reprenaient leur forme normale. Or, tout récemment, Buvat a montré que l'eau faisait subir au chondriome de la Chicorée, du Scorsonère et de la Sensitive des transformations importantes et réversibles et qu'elle permettait d'obtenir dans les cellules de Chicorée la formation de réseaux mitochondriaux. Cette transformation nous ayant parue, à P. Dangeard et à moi, intéressante et nouvelle, et Buvat ne l'ayant tout d'abord observée que sur des préparations fixées, nous avons entrepris de la reproduire.

De tels réseaux ont déjà été observés dans des conditions expérimentales et naturelles. En 1924, Hovasse signalait pour la première fois un chondriome réticulé chez *Endodinium Chattoni*. Il existe aussi chez les *Chlamydomonadines*, les *Eugléniens*, les *Cryptomonadines*. Berthe Biecheler (1934) a mis en évidence un réseau mitochondrial chez quelques Péridiniens autotrophes. Rappelons que chez *Peranema trichophorum*, Brown a décrit un réseau qu'il tient pour un appareil de Golgi, mais auquel Poisson et Grassé ont refusé cette signification.

Plus récemment, Hollande (1940) chez *Petalomonas*, *Notosolenus*, *Sphenomonas*, *Astasia longa* a décrit des chondriocontes ramifiés rappelant ceux que Hovasse avait signalé chez les *Volvocales*, chondriocontes parfois si longs et si nombreux qu'ils simulent un réseau. Chez ces *Eugléniens* et ces *Cryptomonadines*, les ramifications sont transitoires et manquent chez « certains individus où s'observent des chondriocontes typiques portantde place en place des épaississements, points de formation probable de futures branches ».

Volkonsky, puis Hovasse ont décrit chez les *Polytoma* (*Chlamydomonas* leucoplastidiés) un système de filaments ou de rubans pariétaux incolores, plus ou moins fortement anastomosés en un réseau continu. Hollande pense qu'il s'agit d'un chondriome inactif et Howasse s'est rallié à cette opinion. Chadefaud a précisé cette question et montré que cet appareil qu'il considère comme un appareil plastidial amylogène présente une grande complexité.

b) Etude personnelle

Le travail qui suit vérifie et renouvelle les observations que Buvat a faites récemment (1946-47-48). Nous avons immergé dans l'eau, ordinaire ou distillée, des tubercules de Chicorée pendant plusieurs heures et même plusieurs jours. Nous avons suivi d'une façon continue l'évolution du chondriome à l'aide d'observations vitales sur coupes faites à main levée, et contrôlées par l'examen de préparations fixées. Après hydratation le chondriome se distingue de celui que nous avons précédemment mentionné par la prédominance dans *toutes les cellules* des formes filamenteuses et par la présence de figures diverses et de réseaux dont les filaments ont fourni les éléments. Une remise en action du matériel mitochondrial aboutit à l'instauration d'un nouvel équilibre qui se traduit par un aspect morphologique nouveau. Les filaments atteignent de 50 à 100 μ. Ils peuvent être de même calibre sur toute leur longueur ou posséder une vésicule, exceptionnellement deux. Si la vésicule est unique, elle est placée à l'extrémité ou au niveau de la partie médiane. S'il y en a deux, elles sont placées à l'un des bouts du filament. Ce dernier peut être rectiligne, contourné sur une partie ou sur toute sa longueur ou replié sur lui-même pour donner des figures en « V » ou en « 8 ». Ces filaments peuvent se fixer l'un à l'autre à leurs points de contact et rester ainsi solidaires d'une manière durable. Cela expliquerait les ramifications de certains chondriocontes, où indiscutablement, plusieurs autres mitochondries sont venues se fixer, soit au même endroit, soit en des points différents. Ils peuvent enfin s'anastomoser pour former des réseaux d'aspect très particulier (fig. 2 et 4).

Dans toutes les cellules, on retrouve toujours quelques grains ou quelques bâtonnets intacts.

A priori, il n'est pas impossible de supposer qu'un filament peut provenir de l'étirement en longueur d'un grain. Les granules étant en général plus fortement chromophiles que les filaments, il suffirait d'admettre que, par suite de l'absorption d'eau, il y a eu écartement des micelles constitutives de la substance mitochondriale. Pourtant Buvat pense que les filaments proviennent de l'anastomose des formes granuleuses canalisées les unes derrière les autres par les cou-

rants cytoplasmiques qui faciliteraient ainsi leur réunion. Cette hypothèse qu'il appuie par les arguments suivants : disposition bout à bout des bâtonnets quand la cyclose se ralentit, scission des chondriocontes par coupures transversales, hétérogénéité de certains chondriocontes,... nous paraît également vraisemblable. Cependant nous n'avons jamais pu observer ce phénomène vitalement avec certitude. Quant à l'hétérogénéité des chondriocontes, elle n'est pas révélée par l'observation vitale, du moins au microscope ordinaire, et elle n'apparaît pas pour tous ces derniers dans les préparations fixées. Meites (1944) après son étude sur *Lupinus albus* était aussi arrivé à la conclusion que tout chondrioconte était hétérogène et qu'il représenterait « l'équivalent morphologique à une échelle réduite du chondrioconte géant » décrit par Emberger chez la Selaginelle. En réalité, il nous semble qu'on se trouve en face d'une comparaison un peu hardie et qui n'est guère justifiée en fait. D'ailleurs les micrographies de Claude et de Fullam (1944) montrent les mitochondries isolées comme homogènes. Ce n'est qu'après lavage alcalin ou hypotonique que ces éléments présentent une membrane mince entourant un espace clair avec des granules. Il semblerait donc que seules les formes altérées présenteraient cette hétérogénéité.

En mettant en culture des cellules dont le chondriome a subi les modifications précédemment décrites, Buvat a constaté qu'elles se développent bien et que le chondriome reprend son aspect normal. Effectivement, dans les cellules laissées 24 h. en culture, les réseaux se desserrent et se scindent peu à peu ; de petits fragments se détachent mettant en liberté des trames plus grosses qui se dissocient à leur tour en de nombreux granules. Vers le troisième jour le chondriome a repris son aspect normal.

Nous avons prolongé l'action de l'eau. Les cellules laissées deux à quatre jours dans l'eau ont encore une cyclose assez active.

Le chondriome est formé de filaments longs et minces peu nombreux et de quelques réseaux dont on peut suivre la scission au cours de l'observation. La transformation en grains et en bâtonnets atteint parfois, en l'espace de quelques secondes, tous les filaments ensemble. Si le chondrioconte est

court, il ne se forme qu'un étranglement. S'il est long, il s'en forme un à l'extrémité ou plusieurs sur toute sa longueur soit consécutivement soit simultanément. Des chaînettes se créent ainsi dont les grains sont réunis par des fils très fins. Ces derniers finissent par céder au cours des tractions qui résultent de la cyclose et les particules libérées reprennent leur course dans des sens différents (fig. 6).

Dans les cellules laissées 48 h. à la glacière à 2°, puis immergées dans l'eau 3 jours entre lame et lamelle, le protoplasme, fortement imbibé, laisse voir à merveille les filaments mitochondriaux. On les voit s'enrouler, former des vésicules, s'adapter à un autre filament puis s'en détacher... Les petits réseaux se déplacent en bloc avec autant de rapidité que les chondriocontes. Les grands réseaux avancent plus lentement ; ils peuvent ne pas se déformer au cours de leur déplacement, ou au contraire leurs mailles peuvent s'écarter, se resserrer, s'ouvrir ou se fermer (fig. 5). Au bout de 6 jours, beaucoup de chondriocontes sont hypertrophiés. Après une immersion de 15 jours dans l'eau les filaments deviennent noduleux, se groupent par paquets et restent immobiles bien que les globules graisseux continuent à se déplacer (fig. 3). Ces chondriocontes semblent avoir perdu leur habituelle plasticité. Pour changer de direction ils pivotent autour d'une de leurs extrémités qui sert d'axe de rotation. Au cours de l'observation la cyclose devient plus rapide, les nodules s'écartent, se gonflent et donnent des chondriomites. Les granules se séparent, deviennent immobiles ou sont animés de mouvements de trépidation. Au bout d'une vingtaine de jours le chondriome n'est plus représenté que par des mitochondries gonflées, mais non complètement cavulées, immobiles, bien que la cyclose entraîne encore rapidement les globules graisseux (fig. 7).

Conclusion

Dans les cellules de Chicorée l'eau détermine la transformation des chondriosomes en filaments et en réseaux.

Elle ne détruit nullement le chondriome de ces cellules qui peuvent rester vivantes fort longtemps. L'hypertrophie des mitochondries, premier signe de la cavulation, est très

lente à se manifester et n'apparaît qu'après une immersion prolongée durant de nombreux jours.

Toutes ces transformations sont entièrement réversibles. Le retour des filaments et des réseaux à l'état de grains s'observe dans les cellules dont la cyclose est active, qui ont subi une excitation due à une cause externe (choc, passage de l'eau sous la lamelle...) ou dans les cellules mises en culture. Dans ce dernier cas, on peut se demander si la granulation n'est pas provoquée, en partie, par l'excitation due au changement brutal de milieu (passage d'un milieu très hypotonique à un milieu très riche en sucre et en sels minéraux).

II. — **Action de l'eau acétique diluée**

a) Historique

Comme l'ont montré les travaux de Fauré-Frémiet, Regaud, Lewitsky, Cowdry... l'acide acétique a un effet nocif sur le chondriome. Employé à de fortes concentrations et en mélange avec d'autres fixateurs, il le détruit ou l'altère gravement. D'après Guilliermond une solution d'acide acétique à 5 % semble dissoudre complètement les mitochondries. Alvarado, par contre, aurait pu obtenir de bonnes différenciations par fixation à l'acide acétique. Fauré-Frémiet, de même, a pu obtenir une fixation du chondriome par le liquide de Carnoy. Une semblable résistance s'observe dans certains cas pathologiques. Mlle Verrier l'a constatée sur des zoocécidies, Buvat dans les cellules tumorales de tomates...

Les solutions d'acide acétique dilué et employé seul se sont révélées d'un emploi beaucoup plus intéressant pour l'étude de la cellule. Comme l'ont observé Martens (1934) sur le *Tradescantia*, Van Herwerden (1924) et Zeiger (1935) sur les larves de Batraciens, Strohmeyer (1935) sur l'Elodée, l'eau acétique permet d'obtenir des structures nucléaires réversibles. Cependant, c'est à P. Dangeard que l'on doit des études systématiques sur ces altérations réversibles dans la cellule. Ce savant surtout a montré que ces phénomènes de restauration avaient lieu dans la cellule vivante ce qui met en évidence la propriété générale de la cellule de rétablir sa structure lorsque celle-ci a été altérée dans des limites compa-

tibles avec la survie. Les observations qui vont suivre vérifient, dans leur ensemble, sur un matériel différent (*Cichorium Intybus*) la marche des phénomènes liés à l'action de l'acide acétique sur le cytoplasme, tels que les a exposés M. Dangeard récemment (1941-42).

b) Recherches personnelles

Nous avons utilisé l'acide acétique à une concentration variant de 1/500e à 1/2.000e (en volume). Son action dépend de conditions extrinsèques et intrinsèques légèrement différentes pour les diverses cellules. Dans chaque cellule la résistance à l'action de l'eau acétique des différents constituants cellulaires subit des variations qui sont importantes à considérer quand on désire obtenir la survie de ces cellules. Le cytoplasme, par exemple, peut devenir localement granuleux alors que les mitochondries ne sont pas cavulées. Inversement, la majorité des mitochondries peut être transformée en sphérules alors que le noyau est peu atteint. C'est donc par tâtonnements que nous avons choisi telle ou telle concentration paraissant réaliser les meilleures conditions.

La coupe étant placée entre lame et lamelle, nous avons recherché les cellules favorables à l'expérience, c'est-à-dire bien reconnaissables et plutôt petites, de manière à pouvoir être entièrement observées sans avoir à déplacer la préparation ; la cyclose doit être rapide, entraînant normalement les microsomes, les plastes et les chondriosomes.

Au moment où l'eau acétique atteint la cellule, les grains lipidiques, tout en continuant d'avancer, sont animés de mouvements de va-et-vient. Cette réaction brutale, rapide et passagère, s'accompagne parfois d'un ralentissement de la cyclose mais, très vite, celle-ci reprend et les granulations graisseuses circulent normalement. Tout cela ne demande que quelques secondes.

Puis, les mitochondries commencent à évoluer plus lentement ; elles sont animées de mouvements de trépidation ; elles cessent finalement de se déplacer et commencent à s'hypertrophier. Les leucoplastes sont déjà gonflés. Il semblerait donc que le chondriome ait une résistance à l'acide légèrement plus grande que le plastidome.

Bientôt les globules lipidiques, à leur tour, n'avancent plus que par saccades brusques et irrégulières, séparées par des temps de repos de plus en plus longs. Avant de rester totalement immobiles ils sont animés de mouvements browniens. Les mitochondries s'épaississent et deviennent globuleuses. Elles se présentent comme des grains d'un aspect mat, plus sombre que le cytoplasme dont elles se détachent avec netteté. Une petite vacuole apparaît à leur intérieur, grandit et il ne reste bientôt plus qu'un liséré entourant une vésicule qui peut devenir volumineuse. C'est là, la cavulation typique.

L'action de l'acide acétique ne se fait pas sentir uniformément, d'une manière semblable et avec la même vitesse pour tous les éléments du chondriome. Dans les cellules traitées on trouve à la fois des vésicules mitochondriales, des mitochondries hypertrophiées et des granules d'aspect normal. Nous constatons donc l'hétérogénéité du chondriome comme nous l'avons déjà fait après action de l'eau.

Si on arrête l'action de l'acide en faisant passer un courant d'eau sous la lamelle, dans une cellule où la cyclose est arrêtée et où les chondriosomes sont *hypertrophiés, mais non complètement cavulés*, l'altération est encore réversible et les chondriosomes reprennent peu à peu leur aspect normal. Le premier signe de la reprise de la vitalité cellulaire est l'agitation brownienne des microsomes. Ils avancent par saccades d'amplitude de plus en plus grande. Si le cytoplasme est peu atteint, la cyclose se rétablit assez rapidement, les mouvements cytoplasmiques longitudinaux s'organisent et tout se régularise peu à peu (1). Les vésicules mitochondriales sont entraînées avec les mitochondries peu atteintes. Les formes hypertrophiées restent plus longtemps immobiles, puis elles se montrent animées de mouvements de va-et-vient avant de circuler à leur tour. Elles diminuent de volume et reprennent l'aspect des chondriocontes habituels. Mais il y a un épaississement limite maximum des mitochondries à partir duquel l'action n'est plus réversible. Une fois ce seuil franchi la mitochondrie évolue toujours vers la cavulation.

Nous avons laissé séjourner dans l'eau des cellules ayant déjà subi l'action de l'acide acétique comme elle vient d'être

(1) Si l'action de l'acide acétique a été trop longue il apparaît tardivement du cytoplasme granuleux qui vient gêner et arrêter la survie.

mentionnée. Sous l'action prolongée de ce deuxième liquide le chondriome subit alors les transformations décrites dans le précédent chapitre.

A titre d'exemple voici l'histoire d'une de ces cellules ainsi traitées (Planche XIV, fig. 19, 20, 21).

LUNDI.

3 h. 20 : Après traitement par l'acide acétique au 1/1.000^{e}, le noyau est granuleux, les mitochondries fortement hypertrophiées, la cyclose arrêtée.

3 h. 22 : On fait passer de l'eau ordinaire ; quelques vésicules mitochondriales apparaissent.

4 h. 15 : Les globules graisseux avancent par saccades brusques ; 2 ou 3 mitochondries ont encore cavulé ; parmi les formes hypertrophiées, certaines sont animées de tressaillements intermittants. Elles sont un peu moins visibles que précédemment et leur contour est devenu plus flou.

5 h. 17 : Quelques courants cytoplasmiques essayent de s'ébaucher entraînant des bâtonnets épais et trapus. Par contre d'autres mitochondries arrondies et globuleuses sont toujours immobiles.

6 h. 20 : Les mitochondries qui circulent dans le cytoplasme sont moins épaissies. Il y a encore des vésicules mitochondriales éparses dans la cellule.

MARDI.

10 h. : La cellule est restée sous le microscope ; on renouvelle l'eau de montage.

11 h. : La circulation est lente, les grains lipidiques sont nombreux. A côté des grains normaux on trouve des grains très petits, très réfringents qui circulent avec une grande rapidité. Le chondriome est abondant, formé de grains et de bâtonnets d'apparence normale (fig. 27).

4 h. : Pas de cyclose ; dans le cytoplasme on voit de grosses granulations réfringentes. Les mitochondries sont de longs filaments dont certains sont porteurs de vésicules. A côté quelques bâtonnets à peine plus longs que la taille habituelle.

DEUXIÈME EXEMPLE (Planche XIV, fig. 17 et 18)

VENDREDI.

4 h. : Passage de l'acide acétique au 1/2.000^{e}.

4 h. 30 : Trépidation des granules lipidiques ; arrêt du déplacement des mitochondries ; noyau granuleux ; mitochondries immobiles et hypertrophiées.

4 h. 35 : Passage de l'eau ; élimination de toute trace d'acidité.

SAMEDI.

11 h. : Renouvellement de l'eau.

11 h. 30 : Cellule à cyclose normale. Les mitochondries sont de longs filaments porteurs pour la plupart de vésicules. Ils se déplacent dans la cyclose.

L'action de l'acide acétique peut également se faire sentir sur des cellules ayant séjournées dans l'eau et elle est alors très rapide. Voici par comparaison l'évolution d'une cellule laissée immergée dans l'eau distillée 13 jours, puis traitée par l'eau acétique.

5 h. : La cellule a des chondriocontes et des grains provenant de la scission des filaments.

5 h. 10 : Passage de l'acide acétique au 1/200e. Aussitôt apparition des premières vésicules mitochondriales.

5 h. 20 : Arrêt de la cyclose, trépidation des globules lipidiques. Les chondriosomes qui étaient noduleux forment maintenant des chapelets de grains réunis par de minces filaments.

5 h. 25 : Il ne nous est pas possible de retrouver la trace des plastes vésiculisés. Quelques granules de temps à autre sont encore animés de mouvements de trépidation.

5 h. 45 : Il n'y a plus dans la cellule que des sphérules provenant du gonflement des grains qui se sont séparés par rupture du tractus qui les réunissait.

Des expériences semblables à celles qui viennent d'être mentionnées montrent donc les faits suivants :

1° Des cellules dont les mitochondries sont simplement gonflées, reprennent rapidement leur vitalité habituelle ;

2° L'hypertrophie des chondriocontes est réversible jusqu'à un certain point et ces éléments reprennent peu à peu leur forme normale ;

3° Les altérations provoquées par l'eau sont différentes de celles obtenues par l'acide acétique. Alors que l'eau transforme en filaments et en réseaux le chondriome, sans le détruire, l'acide acétique permet d'obtenir des altérations allant de la simple hypertrophie à la vésiculation complète ;

4° Le chondriome peut subir successivement les deux sortes d'altérations, celles dues à l'eau et celles provoquées par l'acide et inversement.

Nous avons essayé de provoquer la cavulation de toutes les mitochondries. Dans tous les cas étudiés, *une cavulation quasi générale conduit à une mort certaine plus ou moins rapide.* Pour obtenir des signes de survie, il nous a toujours fallu

respecter une partie du chondriome. On peut observer tous les intermédiaires entre une survie normale et une mort certaine. Il peut y avoir des ébauches de reprise, mais la cellule se montre par la suite incapable de poursuivre son évolution.

Voici par exemple un cas « d'agonie » extrêmement long :

SAMEDI.

3 h. : Beaucoup de mitochondries sont cavulisées : au pôle de la cellule tourné vers l'observateur il y a un groupe de 8 mitochondries très hypertrophiées. A leur voisinage quelques granules sont encore animés de mouvements browniens.

Passage de l'eau :

3 h. 30 : Agitation de quelques granules ; tressaillements de quelques mitochondries hypertrophiées.

5 h. : Quelques grains lipidiques avancent lentement ; les mitochondries qui étaient en tas sont toujours immobiles mais elles ont un peu diminué de volume. Elles sont devenues moins visibles.

DIMANCHE.

11 h. : La cellule est dans le même état ; on ne voit plus que de nombreuses vésicules mitochondriales et pas de mitochondries. Quelques grains lipidiques sont animés de mouvements browniens.

12 h. 30 : Les granules graisseux trépident toujours.

Cette expérience montre qu'*une cellule dont tout le chondriome a été détruit n'est pas obligatoirement frappée d'une mort immédiate.*

Voici par contre, un résultat plus intéressant où la réaction fut particulièrement rapide (Planche XIV, fig. 10, 11, 12).

10 h. : Passage de l'eau ; une grande partie du chondriome est cavulisée, mais il reste quelques formes hypertrophiées.

2 h. 30 : Il s'est formé un peu de cytoplasme granulisé et alvéolisé. Il y a quelques vésicules mitochondriales. Les courants cytoplasmiques entraînent lentement les grains lipidiques et de petites mitochondries granuleuses avec des bâtonnets, mais ils sont peu nombreux et éparpillés dans le cytoplasme.

6 h. 40 : La circulation est lente, mais on voit, dans les courants, de très nombreux petits granules qui sont des mitochondries. On trouve aussi des bâtonnets plus gros et mieux visibles. Il y a encore la masse de cytoplasme granuleux au voisinage de laquelle sont des grains petits et immobiles qui doivent être des mitochondries. On retrouve encore des vésicules et ces petits grains réfringents dont nous avons déjà parlé.

Une cellule dont la plus grande partie du chondriome a été vésiculisée, si elle survit, rétablit donc son chondriome initial. Au fur et à mesure que le cytoplasme reprend son aspect normal et entre en mouvement, on voit, en effet, réapparaître à son intérieur des mitochondries.

Tels sont les résultats fournis par de nombreuses observations vitales. Ils soulèvent la question de l'origine de ce chondriome. Mais cette seule méthode ne nous paraît pas suffire pour résoudre un problème aussi délicat. On peut, en effet, se demander :

1° S'il ne reste pas dans les cellules traitées et susceptibles de survie, beaucoup plus de mitochondries intactes que ne le révèle la simple observation vitale, et penser qu'elles sont seulement devenues indistinctes par suite des différentes altérations ;

2° En déduire que les mitochondries qui apparaissent après la remise en activité de la cellule, proviennent du chondriome préexistant, soit par division des mitochondries qui avaient subsisté, soit par restauration des formes altérées.

Nous avons donc poursuivi cette étude à l'aide de préparations fixées et colorées. Elles montrent qu'indiscutablement l'acide acétique, aux dilutions que nous avons employées, détruit bien et en totalité si on le désire, le chondriome des cellules de Chicorée, à condition que les fragments de tubercule traités soient assez petits pour permettre une bonne pénétration de l'acide. En effet, si on laisse séjourner pendant plusieurs heures des morceaux un peu gros dans l'acide dilué au 1/1000e ou même au 1/200e, seules sont atteintes les cellules les plus externes ; les autres ne présentent pas le tableau des altérations provoquées par l'acide, mais celui des transformations dues à l'action prolongée de l'eau distillée. Les fixations et colorations mitochondriales de cellules traitées, ont toujours mis en évidence un état de destruction du chondriome semblable à celui que nous avait laissé supposer l'observation vitale préalable (Planche XIV, fig. 16). Dans les expériences semblables à celle qui précède, il est donc bien exact qu'une grande partie du chondriome a été vésiculisée dans des cellules susceptibles, par la suite, de survie et de restauration d'un chondriome semblable au chondriome initial.

Pour préciser, sans discussion possible, la provenance de ce chondriome, la méthode des préparations fixées ne semble pas, par contre, d'un aussi grand secours, car elle nécessite toujours l'emploi d'un témoin. La vésiculisation du chondriome peut ne pas se réaliser d'une manière uniforme et dans le même temps pour toutes les cellules. La précédente méthode ne peut donc donner que des résultats statistiques (Planche XV, fig. 22 et 33).

Nous avons montré la réversibilité d'un certain gonflement des mitochondries. Comme il reste toujours des chondriocontes hypertrophiés dans les cellules ayant subi l'action de l'acide acétique et pourtant capables de récupérer leur vitalité, l'hypothèse d'une restauration du chondriome à partir de l'ancien chondriome altéré peut donc être avancée. Mais dans ce cas, il faut tenir compte qu'un certain temps est nécessaire pour que les mitochondries reprennent leur aspect normal et, les mitochondries intactes étant peu nombreuses, il faudrait admettre alors qu'elles ont un pouvoir de multiplication d'une très grande amplitude.

En faveur de l'hypothèse d'une formation *de novo* des mitochondries, on peut faire remarquer l'hétérogénéité du chondriome de certaines cellules traitées par l'acide et ayant séjourné dans l'eau. A côté de grains et bâtonnets hypertrophiés, on observe un abondant chondriome formé de tout petits granules (fig. 22). Ce fait se retrouve au cours de l'observation vitale de la même manière que dans les préparations fixées. Les grains mitochondriaux qu'on voit entraînés dans la cyclose, au moment de la reprise de la vie de la cellule, sont petits, peu réfringents et il est quelquefois possible de les distinguer, avec netteté, des bâtonnets et des grains qui ont persisté après l'action de l'acide acétique. Souvent, ils sont d'abord immobiles dans le cytoplasme, puis ils deviennent plus visibles, s'agitent et se laissent emporter ; au cours de l'observation on les voit se préciser, prendre la réfringence et l'aspect habituel. Comme le faisait remarquer P. Dangeard, *on a l'impression* que le cytoplasme vient de « sécréter » la mitochondrie sous les yeux. Les mitochondries qui proviennent de la scission d'un bâtonnet ou d'un filament gardent la même réfringence qu'eux et leur aspect est tout différent de celui qu'offre ce nouveau chondriome.

Conclusion

Les expériences avec l'eau acétique montrent le pouvoir remarquable possédé par les cellules de résister à la nécrose. Même avec une partie de leur chondriome détruit, un noyau atteint dans sa structure, un cytoplasme alvéolisé, ces cellules replacées dans des conditions favorables reprennent une vitalité presque normale.

Les altérations du chondriome ainsi provoquées vont de l'hypertrophie à la cavulation et à la vésiculisation complète. Le premier stade d'altération (gonflement) est réversible mais la seule issue possible des vésicules paraît être leur destruction.

Une cellule dont tout le chondriome a été vésiculisé par l'eau acétique peut rester longtemps dans un état subnécrotique gardant une cyclose « hachée » des globules lipidiques. Ce résultat n'est pas sans rappeler celui obtenu par Mme Harvey (1945) qui a pu isoler, par centrifugation, du hyaloplasme pur qu'elle a pu féconder et dont le développement a donné une larve.

Des cellules dont la plus grande partie du chondriome a été détruite récupèrent, au fur et à mesure qu'elles reprennent leur vitalité, un chondriome aussi abondant que le chondriome initial. Dans ce cas, nos expériences n'apportent aucun argument conduisant à rejeter l'hypothèse d'une néoformation du chondriome. Au contraire, l'hétérogénéité du chondriome, signalée dans des cellules en survie et marquée par la présence de nombreux petits granules mitochondriaux mêlés à quelques formes hypertrophiées, pourrait peut-être l'appuyer. On peut, en effet, interpréter les mitochondries gonflées comme étant les formes altérées susceptibles de retour à la normale et les granules comme étant un produit de néoformation au sein du hyaloplasme. Par néoformation nous entendrions alors formation de nouvelle substance dans le hyaloplasme, avec récupération de la substance mitochondriale diffuse dans le cytoplasme après lyse et éclatement des vésicules. Dans les cas précédents, on doit en effet remarquer la disposition en cercle, particulière à quelques-uns de ces granules et qui laisserait croire à une récupération possible de substance (Planche XV, fig. 22).

CHAPITRE DEUXIÈME

DAUCUS CAROTA (L). **Ombellifères**

Notre étude a surtout porté sur les cellules du parenchyme libérien, bien que leur observation vitale soit difficile par suite de l'abondance du paraplasme. Les granulations lipidiques très réfringentes y ont un diamètre parfois élevé. Les grains d'amidon, simples ou composés, sont nombreux, tassés les uns contre les autres dans toute la cellule, ou localisés en amas dans un territoire cellulaire et mêlés à des cristaux de carotène de toutes les dimensions et de formes les plus diverses. Le cytoplasme, peu abondant, limite une grande vacuole et les mitochondries ne peuvent s'apercevoir que dans les travées du hyaloplasme où elles sont entraînées par une cyclose très lente. Si la température du laboratoire s'y prête, la cyclose des cellules placées entre lame et lamelle s'intensifie et fait circuler rapidement les globules lipidiques, les essences, les mitochondries et même des cristallites de carotène. Au bout d'une heure environ, les cellules traitées par une solution au 2/10.000e de vert Janus ont encore une cyclose normale et laissent voir aisément le chondriome. Celui-ci est constitué de grains nombreux, de bâtonnets renflés à une ou aux deux extrémités et de quelques chondriocontes fins et souples. Les formes ramifiées et les formes en haltère ne sont pas rares (fig. 13).

1. — **Action de l'eau**

A notre connaissance, l'action de l'eau sur le chondriome de la carotte n'a pas encore été étudiée.

Après une immersion de quelques heures dans l'eau ordinaire ou distillée, les cellules présentent un chondriome semblable à peu de choses près à ce qu'il est normalement. Les chondriocontes et les bâtonnets sont peut-être plus nombreux et plus fins, mais il ne s'agit plus des longs filaments décrits dans les cellules de Chicorée. Nous n'avons pu noter aucune formation en réseau, ni rien qui rappelle les figures formées par l'enlacement des chondriocontes de la Chicorée. Les

bâtonnets courts et les grains sont encore abondants, parfois uniformément répartis dans le cytoplasme, parfois rassemblés en petits paquets. Les formes granuleuses sont, en général, plus chromophiles que les chondriocontes. Ces derniers sont très souples et souvent ramifiés. Les observations vitales confirment pleinement les résultats des préparations fixées.

Des cellules laissées 24 h. dans l'eau distillée ont des chondriocontes courts, glissant les uns sur les autres, s'enroulant entre eux ou se déroulant, formant parfois des « pelotes » qui s'immobilisent un instant. Puis les filaments se séparent, se dispersent et se laissent entraîner par des courants différents.

Des cellules laissées 48 h. dans l'eau distillée présentent le même aspect. Certaines ont même un chondriome plus granuleux qu'il ne l'était la veille. Les formes en « V » et en « Y » sont nombreuses et il n'est pas rare de trouver des grains les uns à la suite des autres.

Dans les cellules de Chicorée, ce dernier fait étant considéré par Buvat comme un signe probable d'anastomose, nous avons pensé alors que la résistance du chondriome de la Carotte à l'action de l'eau était plus grande que dans cette Composée, ce qui entraînait un temps de latence plus long et une période de réaction plus lente. Nous avons donc laissé des cellules immergées six jours dans l'eau. Elles étaient bien vivantes ; la cyclose était rapide, mais le chondriome restait encore à l'état de grains et de bâtonnets plus ou moins longs (fig. 14, Planche XIV).

Au cours de l'observation vitale, quand la cyclose devient plus rapide, on peut observer l'augmentation des formes granuleuses aux dépens des chondriocontes. C'est la « granulation » telle que nous l'avons déjà signalée dans les cellules de Chicorée, et qui n'est peut-être que l'indication d'une plus grande activité de la cellule.

Des cellules de fragments de tubercule, mis en culture depuis 48 h., ont un chondriome plus granuleux qu'il ne l'était au moment de l'ensemencement. On retrouve la scission des bâtonnets et les chaînettes de grains. Ceci est en accord avec l'hypothèse que nous avancions pour expliquer, en partie, la granulation du chondriome filamenteux de la Chicorée : l'excitation perturbatrice due au changement brutal de milieu.

Cette modification se ferait donc sentir aussi sur le chondriome normal des cellules de Carotte (fig. 15, Planche XIV).

Conclusion

Par action prolongée de l'eau, le chondriome des cellules du parenchyme libérien de la Carotte, ne subit aucune trans formation morphologique appréciable. Tout au plus l'eau provoquerait-elle l'étirement de certaines formes granuleuses. Cela expliquerait l'égale abondance du chondriome, après comme avant l'action de l'eau (on ne retrouve plus la différence qui, dans le cas de la Chicorée, pouvait faire admettre que les filaments proviennent de l'anastomose des grains) et le fait que les chondriocontes sont moins chromophiles que les grains.

II. — **Action de l'acide acétique**

L'eau acétique agit de la même manière que sur le chondriome de Chicorée et elle provoque les mêmes transformations qui se suivent dans le même ordre : arrêt et épaississement des mitochondries, arrêt de la cyclose, cessation de tout mouvement, cavulation des chondriosomes, puis parfois formation de petites paillettes à l'intérieur du cytoplasme coagulé.

Voici le compte rendu d'une expérience faite avec une concentration très faible (1/5.000e).

4 h. 10 : Passage de l'eau acétique. La cyclose entraîne les granules liposolubles et les mitochondries.

4 h. 25 : Cyclose normalement conservée.

4 h. 55 : Trépidations sur place de quelques mitochondries et de quelques globules lipidiques.

5 h. 10 : Quelques globules continuent à glisser dans le cytoplasme. Les bâtonnets sont hypertrophiés mais certains chondriosomes continuent à se déplacer.

5 h. 20 : Les formes granuleuses sont gonflées ; trépidations des globules lipidiques.

6 h. : Mitochondries entièrement cavulées.

En faisant passer de l'eau à temps, on peut encore obtenir des tentatives de reprise de la vitalité de la cellule, mais nous

n'avons pas poursuivi ces expériences sur ce matériel, car l'observation comme nous l'avons dit, y est difficile et les cellules semblent plus fragiles que celles de la Chicorée, ce qui ne facilite pas une étude prolongée comme le nécessitent des expériences de cet ordre.

Conclusion

L'eau acétique provoque la cavulation des mitochondries de la Carotte de la même manière que celle des mitochondries de la Chicorée.

CHAPITRE TROISIÈME

ALLIUM CEPA (L.), **Liliacées**

L'observation vitale des cellules épidermiques des tuniques du bulbe est des plus faciles. La cyclose y est active et les mitochondries se détachent nettement du cytoplasme qui n'est encombré que par des granulations lipidiques petites, mais fort réfringentes. Le chondriome est formé de grains, de bâtonnets et de chondriocontes qui évoluent rapidement dans les travées du hyaloplasme allant du noyau au cytoplasme pariétal traversant la grande vacuolecentrale (Planche XV, fig. 23).

Les leucoplastes sont nombreux et se distinguent nettement du chondriome proprement dit. Leurs dimensions sont plus élevées que celles des chondriocontes, leur épaisseur plus grande et leur réfringence plus marquée. Ils sont polymorphes et prennent les formes les plus variées (filament de diamètre uniforme, ou renflé en massue, ou présentant des parties renflées séparées par d'étroits pédicelles, forme en haltère, forme globuleuse..). Souvent ils portent de grosses vésicules placées à l'extrémité du filament s'il est long. Si le leucoplaste est trapu on n'a plus alors qu'une vésicule prolongée par une courte calotte plastidiaire. Mais, comme dans la Chicorée, ces vésicules ne renferment pas d'amidon.

I. — Action de l'eau

Le chondriome d'*Allium Cepa* est très résistant à l'action de l'eau, comme le montre l'immersion prolongée des épidermes, entre lame et lamelle.

La plupart des épidermes observés après un séjour de 6 à 24 h. dans l'eau distillée, présentent un chondriome semblable à ce qu'il était avant l'immersion (Planche XV, fig. 25). Au bout de 28 à 35 h. la cyclose est très active, le chondriome est toujours formé de mitochondries granuleuses, de courts bâtonnets et de quelques filaments. Trois jours après, les cellules sont encore parfaitement vivantes. La cyclose entraîne les plastes, les mitochondries et les grains lipidiques. Les filaments minces sont souples et nombreux, mais labiles (Planche XV, fig. 24). Au cours de l'observation, ils peuvent se scinder en grains ; les formes en haltère deviennent alors abondantes. Dans certaines cellules presque tous les plastes prennent aussi cette forme. Au bout d'une vingtaine de jours, les cellules ne présentent encore aucune trace d'altération (Planche XV, fig. 26).

Conclusion

L'eau ne paraît pas agir de manière morphologiquement visible sur le chondriome des cellules épidermiques d'Oignon, même après une immersion prolongée durant de nombreux jours. Il se peut que durant les premiers jours le chondriome soit plus granuleux qu'il ne l'est habituellement. Peu de temps après il y a adaptation de la part de ces cellules et retour à un chondriome normal.

II. — Action de l'eau acétique

Les mitochondries des cellules épidermiques du bulbe d'*Oignon* sont également résistantes à l'action de l'eau acétique. On obtient assez facilement leur hypertrophie, mais il est difficile d'observer leur cavulation dans des conditions permettant la survie des cellules. Le plus souvent lorsque le

chondriome est transformé en sphérules, le cytoplasme est fortement alvéolisé et granulisé et surtout le noyau est très gravement atteint.

L'eau acétique donne les mêmes réactions et dans le même ordre que pour les cellules de Chicorée ou de Carotte : il y a d'abord arrêt de la circulation des mitochondries qui commencent à s'épaissir légèrement. Le plus souvent les leucoplastes réagissent plus vite que les mitochondries et deviennent plus rapidement globuleux. Puis les globules graisseux n'avancent plus que par saccades ; finalement toute agitation cesse et les mitochondries continuent d'évoluer vers la cavulation. Si la cellule est laissée dans l'eau acétique elle est vouée à la destruction.

Pour donner une idée de la vitesse des phénomènes, voici le compte-rendu de quelques expériences :

7 h. 40 : Passage de l'acide acétique au 1/2.000e.
7 h. 55 : Arrêt des mitochondries ; les leucoplastes continuent à se déformer tout en s'hypertrophiant.
8 h. : Trépidations de quelques grains lipidiques.
8 h. 20 : Mitochondries épaissies.
8 h. 45 : Certaines mitochondries commencent à montrer une enveloppe plus sombre que leur centre plus clair.
8 h. 55 : La trépidation des globules s'intensifie.
9 h. 05 : La cellule contient de nombreuses vésicules mitochondriales.

Des concentrations d'acide acétique de plus en plus fortes donnent des réactions de plus en plus rapides.

Voici la marche des phénomènes avec une solution au 1/1000e :

2 h. 05 : Passage de l'eau acétique.
2 h. 15 : Arrêt de la circulation des mitochondries et début d'hypertrophie. Noyau granuleux ; trépidations browniennes des globules ; leucoplastes fortement gonflés.
2 h. 30 : Apparition des vésicules cytoplasmiques. Arrêt de toute agitation.

Dans cette expérience les mitochondries n'ont pas réagi à l'eau acétique avec la même vitesse que les autres constituants cellulaires ; toute la cellule est déjà gravement atteinte alors que les mitochondries sont légèrement hypertrophiées.

Expérience faite avec une solution au 1/500e.

5 h. : Passage de l'eau acétique.
5 h. 05 : Arrêt de toute cyclose ; épaississement des mitochondries.

5h. 15 : Passage d'eau ordinaire pour éliminer l'acidité.
5 h. 25 : Les granules sont animés de mouvements browniens ; quelques mitochondries hypertrophiées trépident sur place.
6 h. 00 : La cyclose a repris, mais reste lente. A côté de mitochondries hypertrophiées, d'autres sont presque d'épaisseur normale.

L'action de l'acide acétique sur le chondriome des cellules épidermiques d'Oignon est reversible dans une certaine mesure de la même manière qu'elle l'était pour le chondriome de l'Endive.

Nous avons essayé d'aller plus loin et de faire revivre des cellules dont la plus grande partie du chondriome avait été détruite.

Voici le compte rendu d'une de ces expériences rarement réussie, en raison du seuil trop étroit existant entre la destruction, même partielle du chondriome, et la nécrose réversible de la cellule, mais qui est ici particulièrement saisissante (Planche XV, fig. 27, 28, 29, 30, 31, 32).

Dimanche.

15 h. 05 : Passage de l'eau acétique au 1/1.000e.
15 h. 20 : Début d'hypertrophie des mitochondries et arrêt de la circulation, noyau granuleux.
15 h. 25 : Trépidation des globules lipidiques.
15 h. 35 : Arrêt de tout mouvement ; apparition de quelques vésicules cytoplasmiques ; passage d'eau ordinaire.
16 h. 00 : La vésiculation semble totale ; autour du noyau on ne voit que des sphérules tassées les unes contre les autres ; d'énormes vésicules sont pressées le long des parois ; les uns sont d'origine cytoplasmique, les autres d'origine mitochondriale. Entre ces vésicules, les grains lipidiques réfringents sont complètement immobiles (fig. 28).
16 h. 35 : Début de trépidation de trois granules graisseux.
17 h. 45 : Circulation de tous les globules lipidiques qui avancent encore par saccades. Quelques petits grains peu visibles apparaissent çà et là dans le hyaloplasme. Ce sont sans doute des mitochondries qui ont échappé à l'action de l'eau acétique.

Le cytoplasme est toujours fortement alvéolisé, mais le noyau est moins fortement lobé et sa structure granuleuse s'est progressivement atténuée sans s'être cependant définitivement estompée.

19 h. : Dans certains territoires cellulaires, les vésicules ont disparu et le cytoplasme est devenu homogène. Dans ces régions la cyclose tend à s'organiser et de petits amas de mitochondries, d'abord immobiles, sont bientôt animés de mouvements de va-et-vient. Ces mitochondries sont toujours de très petits grains. Par contre les autres territoires de la cellule sont encore immobilisés et encombrés de sphérules.

LUNDI.

9 h. 40 : Le cytoplasme est encore alvéolisé par endroits. Les globules lipidiques commencent à s'agiter et les mouvements longitudinaux ont des amplitudes de plus en plus grandes. Par places, de petits grains immobiles et peu distincts du cytoplasme semblent bien être des mitochondries (fig. 29).

10 h. 45 : La cyclose entraîne normalement les globules graisseux et des vésicules mitochondriales. Les mitochondries sont des grains peu mobiles et peu nombreux.

14 h. 10 : Des travées cytoplasmiques, où les courants peuvent se modifier et s'inverser, partent du noyau et vont rejoindre la pellicule de cytoplasme pariétal. Un gros amas de cytoplasme granuleux, bourré de globules lipidiques très réfringents, circule lentement et est rejeté dans un coin de la cellule ; un autre, plus petit, est entraîné dans la cyclose.

18 h. 15 : Mitochondries nombreuses et granuleuses avec quelques courts bâtonnets (fig. 31).

MARDI.

17 h. : Cyclose rapide, grains lipidiques nombreux, chondriome identique à ce qu'il était la veille. On retrouve encore les deux masses de cytoplasme granulisé (fig. 32).

Cette expérience montre la grande résistance des cellules d'Oignon (puisqu'une de ces cellules gravement atteinte dans sa structure a pu reprendre sa vitalité presque normale pendant une observation de 50 h.) et fournit l'occasion d'observer la régénération du chondriome *apparemment de novo.*

QUATRIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALE

Nos observations ont porté sur les cellules des tubercules de *Cichorium Intybus*, *Daucus Carota* et sur l'épiderme d'*Allium Cepa*. Nous avons étudié les altérations que subit le chondriome de ces cellules sous l'action de l'eau distillée ou ordinaire et sous l'action de l'acide acétique dilué.

Ces recherches montrent que l'eau n'agit pas de façon semblable sur le chondriome de ces différentes cellules. Dans celles de Chicorée, elle provoque la transformation des chondriosomes en filaments et en réseaux, comme l'a déjà décrit

R. Buvat. Dans les cellules de Carotte et d'Oignon, par contre, elle ne paraît avoir aucune action morphologiquement visible sur le chondriome qui ne subit aucune altération sensible, même après une immersion prolongée durant de nombreux jours. Dans cette action de l'eau doit jouer une question de perméabilité, perméabilité qui varie selon les cellules, la fonction et le métabolisme de chacune d'elles. Les expériences de Höfler et de Collander semblent montrer que « chaque protoplasme possède sa série particulière, spécifique de perméabilité ». L'action de l'eau, avec tout ce qu'elle entraîne de modifications de potentiels électriques, de tensions d'interfaces et de pressions osmotiques, ne se traduirait donc pas par des résultats analogues. Mais dans tous les cas étudiés, l'hypertrophie des mitochondries obtenue par l'eau, employée seule, est très lente à se manifester et va difficilement jusqu'à la destruction du chondriome. La cavulation provoquée par action de l'eau n'est donc pas toujours une réaction immédiate ou même rapide de la cellule.

Au contraire, l'acide acétique est intervenu sur toutes les cellules de la même manière, provoquant les mêmes perturbations dans la cellule et dans le même ordre.

L'altération du chondriome ainsi obtenue, va de la simple hypertrophie à la cavulation et même à la vésiculation. Le premier stade d'altération (gonflement des mitochondries) est réversible jusqu'à une certaine limite. Les mitochondries hypertrophiées subsistent dans les cellules en voie de rétablissement et reprennent leur aspect normal. Le début de la cavulation n'est donc pas un phénomène totalement irréversible. Dans ce cas, le chondriome provient bien de la restauration de l'ancien. Par contre, la seule issue possible des sphérules mitochondriales paraît être la destruction par lyse et éclatement. L'eau entraînerait, du moins au début, la modification du chondriome dans sa configuration, sans l'altérer profondément dans sa constitution. Il n'en serait pas de même de l'acide acétique.

L'observation vitale, appuyée par l'étude de préparations fixées, montre que des cellules dont une partie du chondriome seulement, mais la plus importante, est détruite par l'acide acétique, sont capables de survie après retour dans l'eau.

Par l'examen *in vivo*, on constate qu'elles récupèrent, au

fur et à mesure qu'elles reprennent leur vitalité, un chondriome aussi abondant que le chondriome initial Deux hypothèses peuvent être faites sur son origine : restauration à partir des rares mitochondries intactes et des formes altérées, ou néoformation de substance mitochondriale dans le cytoplasme. Nos recherches n'apportent aucun argument permettant de rejeter cette dernière hypothèse. Au contraire, pourrait paraître en sa faveur, l'hétérogénéité du chondriome de certaines cellules reprenant une vie quasi normale après traitement à l'eau acétique, puis retour dans l'eau, et dans le cytoplasme desquelles coexistent de nombreux petits granules mitochondriaux à côté de chondriocontes gonflés. Une disposition particulière de ces granules est à mentionner. Pour notre part, dans ce cas, nous ne voyons pas où serait l'impossibilité d'admettre qu'une régénération du chondriome se fasse à partir d'ancienne substance mitochondriale, comme nous l'avons montré, en même temps qu'il pourrait y avoir reconstitution de nouvelle substance dans le hyaloplasme, dans des conditions particulières.

Nous reconnaissons volontiers que nos expériences personnelles n'apportent pas une solution définitive à un problème très délicat, celui de la possibilité ou de l'impossibilité de la néoformation du chondriome. Nous pensons qu'elles viennent appuyer les constatations faites par P. Dangeard au cours de nombreuses recherches et qu'elles apportent une contribution à la connaissance de l'évolution générale des mitochondries. Nous savons aujourd'hui qu'il est possible de détruire les mitochondries à l'intérieur de cellules encore vivantes et d'étudier leur régénération. Il y a là une voie pleine de promesses pour la cytologie expérimentale.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Bensley (R. R.). — Studie of cell structure by the freezing-drying method. The preparation and properties of Mitochondria. *Anat. Rec.*, 1934, **60**, 449.

— On the fat distribution in mitochondria of the Guines pig liver. *Anat. Rec.*, 1937, **69**, 341.

Biecheler. — Mise en évidence d'un réseau mitochondrial chez quelques Péridiniens. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **199**, I 241.

BOURNE (G.). — Cytology and cell physiology, 1942.

BUVAT (R.). — Action de l'eau sur le chondriome des cellules de la racine de Chicorée à café. *C. R. Ac. Sc.*, 1946, **222**, 970-1187.

— Observation vitale prolongée pendant quatorze jours, de l'action de l'eau sur les chondriosomes d'une même cellule. *C. R. Ac. Sc.*, 1947, **224**, 359.

— Influence de la cyclose sur les chondriosomes des cellules de Chicorée et de Scorzonère immergées dans l'eau. *C. R. Ac. Sc.*, 1947, **224**, 668.

— Etude cytologique des cultures de Chicorée, après les opérations de prélèvement. *C. R. Ac. Sc.*, 1947, **225**, 1364-1366.

— Recherches sur les effets cytologiques de l'eau. *Rev. Cyt. Vég.*, 1948, **10**, 5.

CHADEFAUD (M.). — Observations cytologiques sur quelques *Polytoma*. *Rev. Cyt. et Phys. Vég.*, 1944, **7**, 1-13.

CLAUDE (A.). — The constitution of mitochondria and microsomes and the distribution of nucleic acid in the cytoplasm of aleukemic cell. *Jour. Of. Exp. Med.*, 1944, **80**, 19.

CLAUDE (A), FULLAM (E. F.). — An electron microscope study of isolated mitochondria. Method and preliminary results. *J. Exp. Med.*, 1945, **81**, 51.

CHARGAFF (E.). — A study of lipoproteins. *Journ. Biol. Chem.*, 1942, **142**, 491.

DA CUNHA (G.). — L'imprégnation argentique dans l'étude de l'évolution du chondriome. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, **101**, 382.

DANGEARD (P. A.). — La nature et le rôle du chondriome. *C. R. Ac. Sc.*, 1918.

DANGEARD (P.). — Le rôle des constituants du cytoplasme dans la survie, en particulier du chondriome. *C. R. Ac. Sc.*, 1941, **213**, 897.

— Sur quelques modifications pathologiques des plastes et sur la mise en évidence d'une membrane plastidaire. *Ibid.*, 1941, **213**, 884.

— Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. *Le Botaniste*, 1942, **31**, 189.

— Cytologie végétale et cytologie générale. *Encyclopédie biologique*, **26**, Lechevalier, Paris, 1947.

DANGEARD (P.) et de PUYTORAC (P.). — Sur l'action comparée de l'acide acétique dilué et de l'eau sur le chondriome de la cellule végétale. *C. R. Ac. Sc.*, 1949, **228**, 1908.

EMBERGER (L.). — Nouvelle contribution à l'étude des Sélaginelles. *C. R. Soc. Biol.*, 1923.

— Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. *Rev. Gén. Bot.*, 1927, **34**, 341.

FAURÉ-FREMIET (E.). — Etudes sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1910, **11**, 458.

— Les progrès récents de la cytologie. *L'année biologique*, 1946, 22, 58.

FAURÉ-FREMIET (E.) et MAYER (A.), SHAEFFER. — Sur la constitution et le rôle des mitochondries. *C. R. Soc. Biol.*, 1909.

— Sur les réactions chimiques des mitochondries. *C. R. Soc. Biol.*, 1909, **67**, 769.

Gautheret (R. J.). — Manuel technique de culture des tissus végétaux, 1942.

— *La cellule.* Principes de cytologie générale et végétale, 1949.

Guilliermond (A.). — Les constituants morphologiques du cytoplasme : le chondriome. *Act. Scient. et Ind.*, 1934, **170**.

— Introduction à l'étude de la cytologie. *Act. Scient. et Ind.*, 1938.

Harvey (E. B.). — Development of granule-free fractions of Arbaccia eggs. *Biol. Bull.*, 1945, **89**, 187.

Hollande (A.). — Le chondriome des Eugléniens et des Cryptomonadines. *C. R. Ac. Sc.*, 1940, **210**, 317.

Hovasse (R.). — Nouvelles recherches sur les constituants cytoplasmiques des Volvocales : les Chlamydomonadinées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1938, **63**, 357.

Joyet-Lavergne (Ph.). — Une théorie nouvelle sur le mécanisme des oxydo-réductions intra-cellulaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **199**, 1159.

Lévy (G.). — Sulla presenta participazioni die chondriosome alla differenziazoni cellulare. *Arch. Anat. Embryol.*, 1911.

Lévy (G.). — La constituzione del protoplasma studiata su cellule vivente coltivate « *in vitro* ». *Arch. di Fisiol.*, 1918, **14**.

Lewis (W. H.) et Lewis (M. R.). — Mitochondria and other cytoplasmic structure in tissue cultures. *The Amer. Journ. of Anat.*, 1914, **17**, 339.

Martens (P.). — Action du suc de la plante sur les cellules vivantes. *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.*, 1934, **51**, 88.

Meites (M.). — Hétérogénéité structurale du chondrioconte chez le *Lupinus albus*. *C. R. Ac. Sc.*, 1944, **218**, 241.

Milovidov (P.). — Observations vitales sur l'altération du chondriome chez le *Saprolegnia* sous l'influence de divers facteurs externes. *Rev. Gén. Bot.*, 1929, **41**, 193.

Seifriz. — The structure of protoplasm. *Bot. Rev.*, 1945, 11.

Strohmeyer (G.). — Beiträge zur experimentelle Zytologie. *Planta*, 1935, **24**, 470.

Verrier (M. L.). — Sur les particularités de l'appareil mitochondrial de quelques cécidies. *C. R. Ac. Sc.*, 1928, **187**, 611.

Zeiger (K.). — Zum problem der vitalen Struktur des Zellkernes. *Zeitschr. f. Zellf. u. Mikrosk. Anat.*, 1935, **22**, 607.



PLANCHE XIII

Cichorium intybus.

Fig. 1. — Cellule normale de radicelle en voie de croissance (Regaud, Hématoxyline). Chondriome surtout granuleux avec quelques plastes.

Fig. 2. — Cellules de radicelle du même tubercule laissées 2 jours dans l'eau distillée (Reg. Hém.). Formation d'un chondriome réticulé et filamenteux.

Fig. 3. — Chondriome d'une cellule de tubercule laissée 9 jours dans l'eau distillée (Observation vitale). Chondriome filamenteux et noduleux.

Fig. 4. — Cellule ayant séjourné 6 jours dans l'eau distillée (Obs. vit.). Chondriome formé de longs chondriocontes. Quelques leucoplastes.

Fig. 5. — Types de mitochondries et de plastes dans une cellule de tubercule laissée à 2° pendant 48 heures, puis immergée 3 jours dans l'eau (Obs. vit.). Chondriome réticulé observé au cours de la cyclose. Les mailles des réseaux se desserrent et se déforment dans les courants cytoplasmiques.

Fig. 6. — Scission des filaments observée au cours de la cyclose dans une cellule laissée 8 jours dans l'eau (Obs. vit.). « Granulation » des chondriocontes.

Fig. 7. — Chondriome d'une cellule laissée 18 jours dans l'eau (Obs. vit.). Chondriome hypertrophié.

Fig. 8. — Cellule en culture depuis 48 heures (Reg. Héma.). « Granulation » des filaments.

Fig. 9. — Cellule en culture depuis 24 heures (Reg. Hém.). Rupture des réseaux.

Dessins à main levée. Grossissement approximatif 1.500.
Pour les figures 3, 5, 6, 7, on n'a représenté qu'une partie du cytoplasme.

Gl, Globules lipidiques.
Mh, Mitochondries hypertrophiées.
Reg, Regaud. *Hém.* Hématoxyline. *Obs.* Observation vitale.

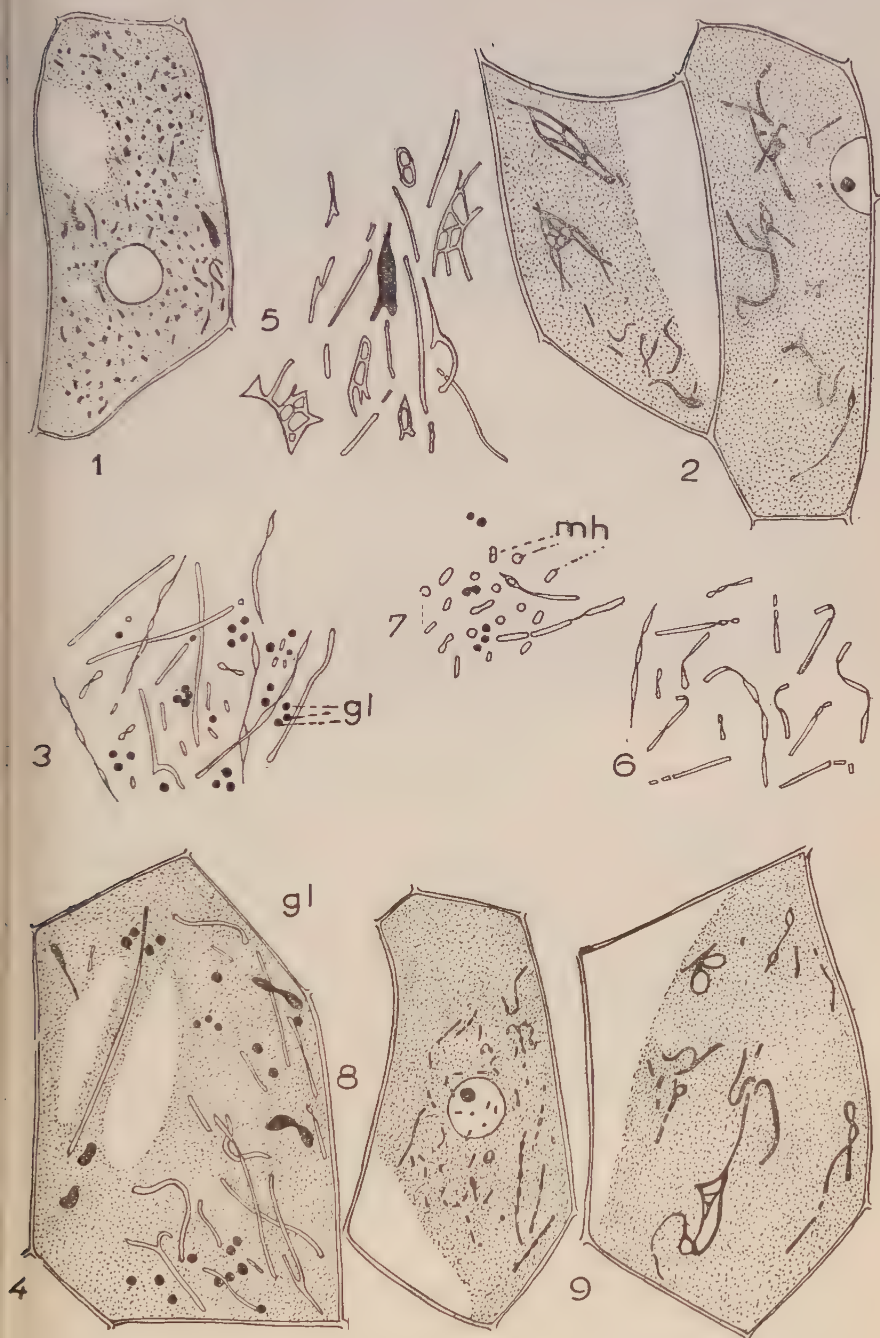

1
2
3
4
5
6
7
8
9
mh
gl
gl

PLANCHE XIV

Cichorium Intybus.

Fig. 10. — Cellule traitée par l'eau acétique ; son aspect à 10 h. (Obs. vit.). Une grande partie du chondriome est vésiculisé.

Fig. 11. — Chondriome de la même cellule à 14 h. 30 (Obs. vit.). Présence de mitochondries granuleuses avec quelques formes hypertrophiées, reste de l'ancien chondriome.

Fig. 12. — Chondriome de la même cellule à 18 h. 40 (Obs. vit.). Chondriome abondant et surtout granuleux, visible dans les lents courants cytoplasmiques.

Daucus Carota.

Fig. 13. — Cellule normale du parenchyme libérien (Reg. Hém.).

Fig. 14. — Cellule du parenchyme libérien après plusieurs jours de séjour dans l'eau (Reg. Hém.). Chondriome à peu près semblable au chondriome normal. Cependant prédominance des chondriocontes sur les formes granuleuses.

Fig. 15. — Cellule en culture depuis 48 h. (Reg. Hém.). « Granulation » des chondriocontes rappelant un peu celle observée dans la Chicorée.

Cichorium Intybus.

Fig. 16. — Cellule traitée par l'acide acétique et fixée au moment où l'observation vitale laissait croire à une importante cavulation des mitochondries (Reg. Hém.). Le chondriome est en effet fortement touché et en grande partie cavulé.

Fig. 17. — Chondriome d'une cellule traitée par l'eau acétique. Son aspect à 16 h. 35 (Obs. vit.). Mitochondries hypertrophiées et immobiles.

Fig. 18. — Chondriome de la même cellule le lendemain à 11 h. 30 (Obs. vit.). Les mitochondries sont de longs filaments porteurs de vésicules.

Les transformations dues à l'action de l'eau ont succédé aux altérations provoquées par l'acide acétique.

Fig. 19. — Chondriome d'une cellule traitée par l'eau acétique. Son aspect le lundi à 15 h. 22. Mitochondries hypertrophiées. Cyclose arrêtée. Quelques vésicules mitochondriales (Obs. vit.).

Fig. 20. — Chondriome de la même cellule le mardi à 11 h. (Obs. vit.). Chondriome formé de grains et bâtonnets d'apparence normale. Cyclose lente. A côté des grains lipidiques normaux, de très petits, fortement réfringents.

Fig. 21. — Chondriome de la même cellule à 16 h. (Obs. vit.). Mitochondries filamenteuses. Cyclose lente. L'action de l'eau se fait sentir après celle de l'acide acétique et retour des formes hypertrophiées à la normale.

Dessins à main levée. Grossissement approximatif 1.500.

Pour les figures 11, 12, 17, 18, 19, 20, 21, on a représenté qu'une partie du cytoplasme.

Gl, Globules lipidiques.
Mh, Mitochondries hypertrophiées.
Vm, Vésicules mitochondriales.
Pl, Leucoplastes.

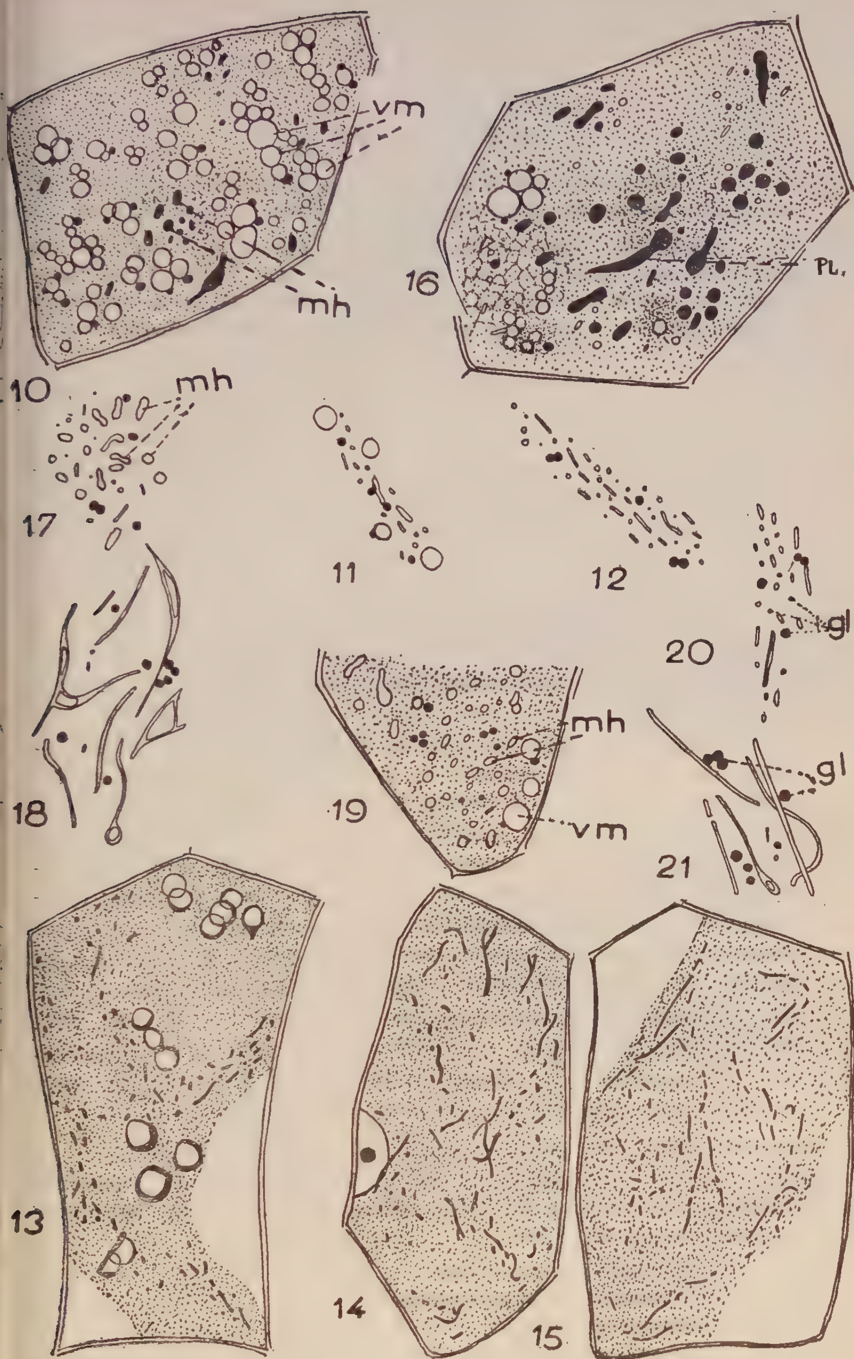

vm
mh
16
Pl.
10
mh
17
11
12
20
gl
18
mh
19
vm
gl
21
13
14
15

PLANCHE XV

Cichorium Intybus.

Fig. 33. — Chondriome de cellule témoin traitée par l'acide acétique (Reg. Hém.). De nombreuses mitochondries sont cavulées et vésiculisées.

Fig. 22. — Chondriome d'une des cellules traitées comme le témoin figure 33, puis immergées dans l'eau (Reg. Hém.). Présence d'un abondant chondriome granuleux à côté de formes hypertrophiées. On doit remarquer la disposition en cercle, particulière de ces granules mitochondriaux.

Allium cepa

Fig. 23. — Chondriome de cellule normale (Obs. vit.).

Fig. 24. — Fragmentation des chondriocontes au cours de la cyclose, pendant l'observation (Obs. vit.).

Fig. 25. — Chondriome de cellule laissée plusieurs heures dans l'eau ordinaire (Obs. vit.). Le chondriome est plutôt granuleux et légèrement hypertrophié.

Fig. 26. — Chondriome de cellule immergée depuis plusieurs jours dans l'eau (Obs. vit.). Le chondriome est d'apparence normale.

Fig. 27. — Chondriome d'une cellule avant traitement à l'eau acétique (Obs. vit.).

Fig. 28. — Chondriome de la même cellule après traitement à l'acide acétique (Obs. vit.). Son aspect à 16 h., le dimanche. D'énormes vésicules d'origine cytoplasmique et mitochondriale sont pressées le long des parois et autour du noyau. Cyclose arrêtée.

Fig. 29. — Chondriome de la même cellule, le lundi à 10 h. (Obs. vit.). Agitation des globules lipidiques. De petits grains peu distincts du cytoplasme et immobiles paraissent être des mitochondries.

Fig. 30. — Chondriome de la même cellule le lundi à 14 h. 10 (Obs. vit.). La cyclose s'organise. Mitochondries peu nombreuses et peu mobiles.

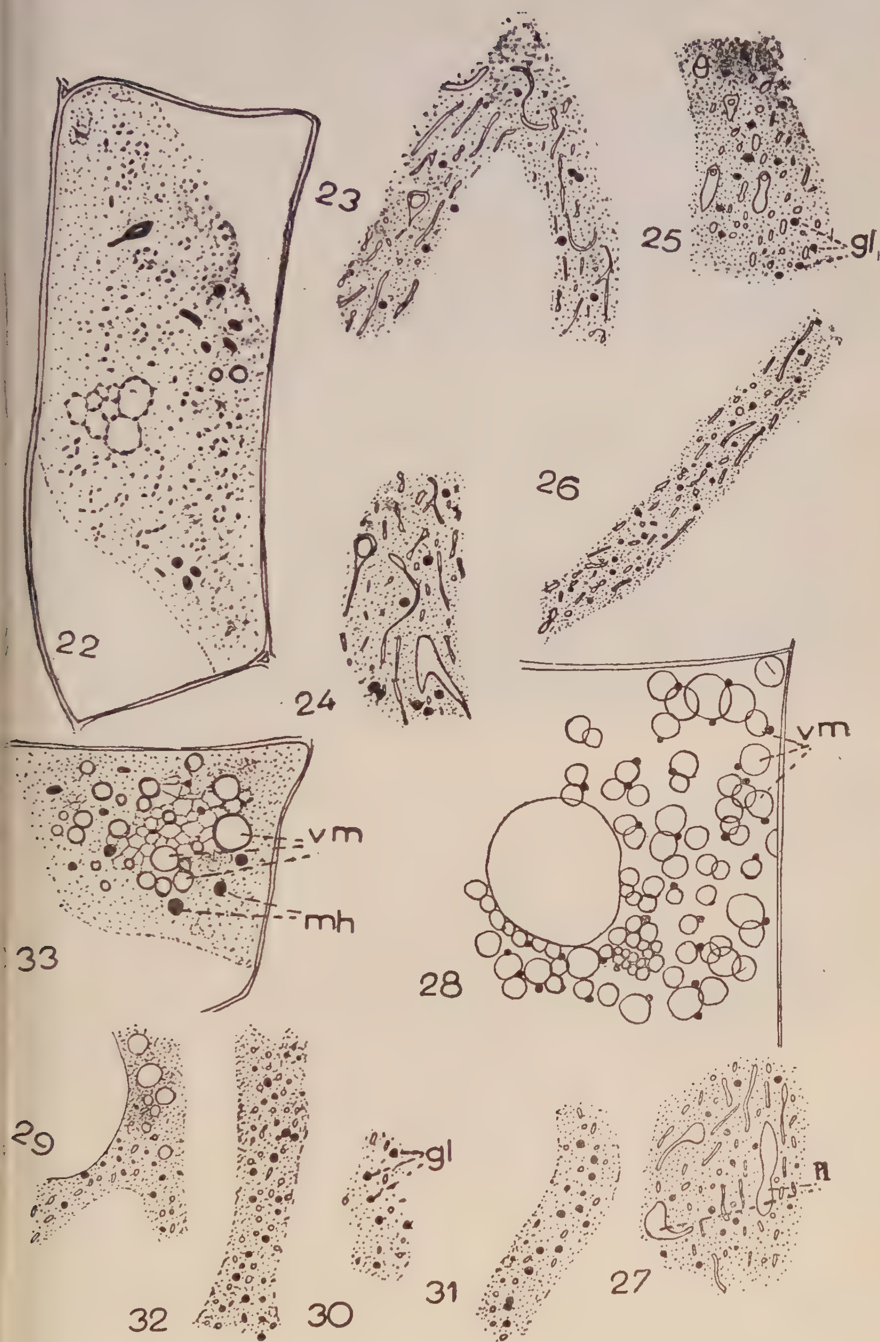
Fig. 31. — Chondriome de la même cellule le lundi à 18 h. 15 (Obs. vit.). Mitochondries nombreuses et granuleuses avec quelques bâtonnets.

Fig. 32. — Chondriome de la même cellule le mardi à 17 h. (Obs. vit.). Cyclose rapide. Granules mitochondriaux nombreux.

Dessins effectués à main levée. Grossissement approximatif 1.500.

Pour les figures 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, on n'a représenté qu'une partie du cytoplasme, observée à différents intervalles de temps pour les figures 27, 28, 29, 30, 31, 32.

Vm, Vésicules mitochondriale.
Mh, Mitochondries hypertrophiées.
Gl, Globules lipidiques.
Pl, Leucoplaste.


23
25
gl
26
22
24
vm
vm
mh
33
28
29
gl
32
30
31
27

Recherches caryologiques chez les iris

par Jean SÉCHET

INTRODUCTION

Depuis une centaine d'années, la structure du noyau cellulaire a fait l'objet de recherches approfondies, mais les résultats obtenus ne permettent pas encore de préciser nettement l'architecture de ce noyau qui forme à l'intérieur de la cellule un ensemble étroitement lié à sa vie. On s'est, en effet, surtout attaché à l'étude des chromosomes et de la caryocinèse, mais on a moins étudié la structure nucléaire proprement dite.

Les connaissances étendues que l'on avait sur l'aspect du noyau ont permis d'établir tout d'abord l'existence de deux types principaux de structure : noyaux à réticulum et noyaux à prochromosomes ou euchromocentres. Ces types, d'abord nettement définis, semblaient bien indépendants, mais la découverte de nombreuses structures intermédiaires a nécessité la création de nouveaux groupes qui permettent de faire la transition entre ces deux types fondamentaux. Récemment encore, notre Maître le Professeur P. Dangeard (1941) a mis en doute l'existence d'une différence essentielle dans la structure de ces deux types, les rapprochant par la présence constante de filaments constituant un ensemble réticulé.

Les physiciens et les chimistes ont eux aussi apporté leur contribution aux recherches déjà entreprises par les cytologistes ; leurs investigations ont été entravées par la taille réduite de l'élément nucléaire. Les résultats obtenus peuvent éclairer le cytologiste, mais ne permettent pas encore une connaissance complète du noyau.

Dans le genre *Iris*, l'étude du noyau n'a jamais été poussée très avant ; nous nous proposons donc, sur les conseils de

M. le Professeur Dangeard, d'étudier le noyau dans certaines espèces de ce genre.

Notre étude portera sur les espèces les plus courantes que nous avons pu recueillir soit au Jardin Botanique de la Ville, soit au cours de nos excursions aux environs de Bordeaux. Nos recherches viseront surtout la structure du noyau. Les différentes parties d'une même plante seront étudiées afin de noter comme l'a fait remarquer M. Dangeard les variations de structure suivant les tissus.

Après avoir indiqué les espèces étudiées et les techniques employées, nous insisterons sur l'importante question du noyau « hors l'état de division ». Nous terminerons en mentionnant quelques remarques faites sur sa division, sans prétendre cependant faire de cette partie une étude complète, nons no s bornerons à consigner les observations qui nous ont paru intéressantes.

Dans ce travail nous avons été dirigé par M. le Professeur Dangeard, qui a bien voulu nous confier l'étude de cette question qu'il avait lui-même tout d'abord entreprise ; il nous a constamment guidé et conseillé, nous faisant bénéficier de sa grande expérience en la matière. Nous sommes heureux de pouvoir lui adresser nos sentiments de reconnaissance et de l'assurer de notre respectueux attachement.

Nous sommes heureux de témoigner ici notre profonde gratitude et nos remerciements au Professeur David qui, dès son arrivée dans notre Faculté, s'est intéressé à nos travaux. Au Professeur Malvesin-Fabre nous adressons nos sentiments de profonde reconnaissance pour son inlassable dévouement et pour les conseils qu'il nous a prodigués, nous faisant bénéficier de l'expérience de ses longues recherches consacrées à la caryologie des Aracées

---

HISTORIQUE

Depuis la découverte du noyau par Brown, en 1831, dans les cellules épidermiques d'Orchidacées, les chercheurs poursuivent leurs investigations afin de connaître sa structure

intime et le mécanisme des transformations qui aboutissent à sa division.

De nombreux types de structure ont été signalés ou décrits depuis cette date; nous mentionnerons quelques observations pour ne rappeler que ceux qui ont trait à une structure réticulée.

Les poils staminaux de *Tradescantia* furent l'objet d'observations de STRASBURGER (1879-80-84), BARANETZKY (1880), SCHAEDE (1925) et YAMAHA (1926) ; ces auteurs voient dans ces noyaux un ensemble granuleux. GUILLIERMOND (1919) examine les épidermes de *Tulipa* et d'*Iris*, mais, pour cet auteur, « l'aspect finement granuleux... semble correspondre à un réseau chromatique très serré ».

D'autres, au contraire, voient une structure réticulée pure, c'est-à-dire constituée uniquement par un réseau de chromatine très dense ou bien une association de cette architecture avec les granulations plus importantes de chromatine portées par le réseau, granulations que l'on nomme chromocentres. Cette structure a été décrite par de nombreux auteurs : LUNDEGARDH (1910-12) dans les racines de *Vicia* et d'*Allium* ; de LITARDIÈRE (1921) dans les feuilles d'*Hymenophyllum* ; MARTENS (1925) dans les feuilles d'*Elodea*, les poils de *Tradescantia*, les jeunes racines de *Listera*, de *Solanum* et de *Callitriche* ; dans d'autres travaux, ce dernier auteur (1927-1930), pratiquant avec des précautions minutieuses la « fixation contrôlée », a constaté que la fixation conserve la structure du noyau. Cette structure réticulée est encore confirmée par les travaux de GUILLIERMOND et GAUTHERET (1937) sur les écailles bulbaires d'*Allium cepa*, les pièces du périanthe et des feuilles de *Tulipa* ainsi que sur *Salvinia natans*. De même ceux de BENOIST (1937), qui rencontre cette structure chez *Salvia Barrelieri*. P. DANGEARD (1935) signale les noyaux réticulés d'*Orobanche rapum* répondant à un type réticulé ordinaire tandis que *Pedicularis palustris* possède la même structure à laquelle s'ajoutent des chromocentres (1937). Mlle DELAY (1940) signale des noyaux réticulés chez *Cicer arietinum* et *Vicia Faba* ; Mme Eftimiu HEIM (1941) en découvre de nombreux chez les Orchidées ; la même année, FARDY les décrit chez *Nicotiana tabacum* et Mlles DUSSEAU et MAGNANT chez *Vigna ambacensis*.

Nous voyons donc que l'existence d'un réseau de chromatine dans certains noyaux ne peut plus être mise en doute. Dans un essai de classement pratique des structures nucléaires P. Dangeard (1947) fait la distinction suivante : les noyaux réticulés ou réticulés filamenteux à charpente de chromatine constituée par un réseau très dense qui, à première vue, ont un aspect granuleux ; ce sont, par exemple, ceux de *Tradescantia*, *Tulipa*, *Hyacinthus*, de Blé, des Orchidées. Ensuite dans une autre catégorie il range les noyaux réticulés, très analogues aux précédents, mais possédant sur le réseau des amas chromatiques plus importants, les chromocentres ; comme exemple nous trouvons les noyaux d'*Allium cepa*, de *Pinus maritima*, de *Vicia Faba*, de *Zea Mays*. Dans un troisième groupe sont classés les noyaux se rapprochant des précédents, mais où les chromocentres prennent une grande importance, tandis que le réseau se réduit à peu près à des filaments d'union entre les divers chromocentres : noyaux à chromocentres unis entre eux en un réticulum, tel est le type dans les *Arum* et beaucoup d'Aroïdées, la Bryone, la Jusquiame. Enfin, dans un quatrième groupe, sur lequel nous serons très bref, sont placés les noyaux dits périchromocentriques : noyaux à chromocentres périphériques, ou en majeure partie périphériques, appliqués contre la membrane nucléaire, à réseau non visible sur le vivant (1).

Chez les Iris, il n'y a à ce jour que peu d'observations, dès lors on comprend l'intérêt du travail que nous nous proposons de faire. En effet, aucune étude caryologique méthodique et poussée n'a été entreprise chez les plantes appartenant à ce genre.

Guilliermond dit quelques mots de ces noyaux en 1919 et à propos de cellules épidermiques observées à l'ultramicroscope (1930), il fait quelques rapides remarques sur leur structure. Eichhorn les a cités dans une étude du noyau à l'état quiescent (1930) et il observe vitalement *Iris pseudacorus* qui rentrerait d'après lui dans la catégorie des noyaux à prochromosomes. Les travaux sur les Iris sont pourtant fort nombreux,

(1) Signalons également que c'est en se fondant sur l'importance plus ou moins grande du réticulum que Mlle Delay a établi récemment une classification des structures nucléaires.

mais ils se rapportent d'abord à la morphologie et à la classification qui s'avère fort délicate, G. Baker (1876), J. G. Baker (1892) et Dykes (1913, 1924). spécialistes dans la systématique de ce genre ont produit d'importants travaux. Cette classification, envisagée aussi récemment du point de vue chimique par J. Carles (1934), a montré la valeur et peut-être les imperfections des résultats antérieurs ; quant aux études génétiques entreprises sur ce genre, elles ont été surtout menées par M. Simonet qui, dans deux thèses (1932, 1934), nous fournit une étude très approfondie de la question, mais il n'envisage qu'un point très particulier de la vie du noyau : sa division, et encore l'examine-t-il en généticien plus qu'en cytologiste, c'est-à-dire qu'il s'attache seulement à l'étude des chromosomes.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I. — Matériel étudié

Les Iris par leur beauté et leur rusticité ont de tous temps attiré l'attention des botanistes et surtout des horticulteurs. Connus depuis l'antiquité, c'est la richesse de leurs coloris qui leur a valu leur nom et la conformation morphologique de leurs fleurs qui, se prêtant à la fécondation croisée et à l'hybridation, a permis la réalisation de nombreux hybrides très décoratifs.

Ces plantes monocotylédones appartiennent à la famille des Iridacées incluse par ENGLER (1930) entre les Dioscoreaceae et les Musaceae. Il les classe dans la tribu III des Moraeae entre les genres Moraea et Hermodactylus.

S'ils semblent former un groupe biologique homogène par l'organisation de leurs pièces florales, le développement de l'appareil végétatif permet de distinguer deux grands groupes dans ce genre :

— Iris rhizomateux, le plus important.
— Iris bulbeux.

A l'intérieur de chacun de ces deux groupes un certain nombre de caractères ont permis une classification rationnelle.

Les quelques espèces que nous avons étudiées sont des Iris rhizomateux qui se situent dans les 2 sections les plus riches en espèces de la classification de DYKES (The Genus Iris, 1913).

Voici la liste des espèces étudiées par ordre alphabétique dans chaque groupe :

Section Apogon

Iris foetidissima L. — Iris très fétide.

Synonyme français : Glaïeul puant, Glaïeul corail, Iris Gigot.

Angl. Stiking Gladwin, plante indigène vivace, se trouve en Europe occidentale, France, Angleterre et Irlande, Espagne et Portugal, Italie, Afrique septent.

Appartient au groupe « Scarlet-Seeded » Dykes (Iris à graines écarlates) à la sous-section Foetidissima Engler.

Récolté à Gradignan sur le talus bordant un fossé de la route. Récemment MM. MALVESIN-FABRE et EYMÉ nous ont signalé sa présence à Bruges.

Iris ochroleuca L.

Synonyme latin *Iris orientalis* Mill. *Iris gigantea* Carr.

Plante vivace, de patrie incertaine d'après NICKOLSON. Originaire d'Asie mineure, Syrie d'après VILMORIN-ANDRIEUX (1909), R. DYKES (1913) la considère comme originaire de l'Asie Mineure Orientale.

Appartient au groupe Spuria Dykes.

Prélevé au Jardin Botanique municipal.

Iris pseudacorus L. Iris faux Acore.

Synonyme latin *Iris lutea* Lamk.

Synonyme français : Flambe d'eau, Glaïeul glaive, Glaïeul des marais, Iris des marais.

Anglais : Yellow Iris of Mater flag.

Belle plante aquatique bien connue.

Marais et bords des eaux dans toute la France et la Corse, Angleterre, Asie Occidentale, Afrique septentrionale.

Appartient au groupe Laevigata Dykes et à la section Laevigatae Engler.

Récolté couramment sur les bords des ruisseaux à Langoiran ou au Haillan sur le bord marécageux d'un fossé.

Section Pogoniris

Iris flavescens Delille.

Plante vivace.

Originaire de l'Europe orientale et du Caucase.

Prélevé au Jardin Botanique Municipal.

Iris florentina L. — Iris de Florence.

Synonyme latin *Iris alba* Sav.

Originaire de l'Europe Centrale et Méditerranéenne.

Il existe une variété à fleurs blanc pur (var. *Albicans* Lange).

Ce n'est pas la poudre du rhizome de ces Iris qui fournit la poudre de riz dite de Florence, mais ceux d'*Iris pallida* et de ses variétés, principalement cultivés pour cet usage en Italie.

Prélevé seulement au Jardin Botanique de la Ville.

Iris germanica L.

Synonyme français : Flambo, Grande Flambe, Flamme, Glaïeul bleu, Iris d'Allemagne.

Anglais : German Flag, Commun Iris.

L'*Iris germanica* ne doit pas être confondu avec l'Iris des jardins (*Iris germanica* Hort.). Cet Iris est subspontané dans une grande partie de l'Europe et certaines formes ont été récoltées jusque dans le Cachemire.

Se trouve à l'état subspontané dans toute une partie de la France et en Corse, Europe centrale et méridionale, Asie occidentale, Afrique septentrionale.

Nous avons seulement utilisé les pieds cultivés au Jardin Botanique municipal afin d'éviter les variétés horticoles qui auraient pu nous induire en erreur.

Iris pallida Lamk. — Iris à fleurs pâles.

Plante originaire du Tyrol. Naturalisé dans l'Ain, sur les rochers, à Anglefort et à Culoz, Europe Méridionale, Asie occidentale.

Appartient au groupe « Larger european Pogoniris » Dykes (Iris grands Européens) inclus dans la section Pogoniris Baker.

Prélevé au Jardin Botanique municipal.

Iris sambucina L. — Iris à odeur de sureau.

Plante vivace d'Europe centrale et du Caucase.

Prélevé au Jardin Botanique municipal.

II. — Techniques

A. — *Observations vitales*

Ce mode d'observation si précieux pour le cytologiste exige de lui d'infinies précautions : elles ne le mettent cependant

pas à l'abri des erreurs. Il importe avant tout de ne travailler que sur des tissus en complète vitalité, aussi n'avons-nous étudié que des noyaux situés dans des cellules montrant le phénomène de cyclose, indicatif précieux de l'état de la cellule. Les pellicules d'épaisseur monocellulaire prélevées par exfoliation sur la face interne des feuilles constituent un matériel de choix.

Sur les conseils de notre Maître, afin d'écarter le plus possible les risques d'altération, nous avons opéré ce prélèvement par coupe tangentielle sur la partie interne du limbe foliaire, l'épaisseur quoique plus importante permet une aussi bonne observation.

Le fragment prélevé est immergé immédiatement dans la classique solution de Ringer (suivant la formule précisée par Plantefol).

Eau distillée	1 litre
Chlorure de sodium	9 g.
Chlorure de calcium........................	0,25 g.
Chlorure de potassium	0,42 g.

Les meilleures conditions de survie des cellules sont ainsi assurées pour le court laps de temps que dure l'observation, au maximum une heure. On pourrait cependant la prolonger.

Afin de confirmer et de préciser ces premières observations, nous avons eu recours à la méthode d'accentuation, à l'aide de l'acide acétique dilué à 1 % suivant la technique préconisée par M. P. Dangeard (1941).

Les modifications d'aspect constatées dans la structure des noyaux ne sont nullement artificielles puisque le phénomène est réversible et ne fait que préciser une structure déjà existante. Encore faut-il avoir soin de ne pas le prolonger au delà de quelques minutes (4 au maximum). Ce liquide est substitué au milieu d'observation en conservant la préparation sous l'objectif : on aspire le liquide avec un morceau de buvard à une extrémité de la lamelle, tandis qu'à l'opposé on introduit l'eau acétique. C'est donc une substitution par déplacement graduel.

L'étude vitale est parfois rendue très délicate par l'identité de réfringence des différents constituants nucléaires ; dans certains cas le noyau apparaît sans structure, constitué par

un nucléole et un nucléoplasme homogène, c'est pourquoi nous avons été obligé de faire appel à la coloration vitale par le violet dahlia à 1/10.000e en solution dans le Ringer ; comme le fait remarquer G. Malvesin-Fabre, c'est un véritable colorant vital du noyau puisqu'il colore les éléments chromatiniens en violet alors que la cyclose se prolonge dans le cytoplasme. Le colorant serait seulement adsorbé par les éléments nucléaires.

B. — *Fixations*

La plus grande partie de notre étude a porté sur du matériel fixé et coloré selon les techniques cytologiques courantes. Nous avons fixé de jeunes racines issues de rhizomes maintenus quelques jours en atmosphère humide et plongeant à moitié dans de l'eau à l'étuve à 20°. Ces conditions permettaient à la plante de reprendre une activité assez intense aux dépens de ses réserves ; quand apparaissaient les bourgeons et les jeunes racines nous avions la garantie d'obtenir du matériel frais et en pleine activité. Les prélèvements opérés de préférence le soir, quoique cela n'eût pas une grande importance puisque nous ne recherchions pas spécialement les mitoses, étaient aussitôt plongés dans le liquide fixateur. Les racines avaient seulement 1 à 2 cm. de long, et si elles étaient trop grosses, une incision tangentielle facilitait la pénétration du fixateur.

La durée de la fixation était de 24 h. Les quelques fixateurs employés nous permirent de comparer leurs actions ; ce sont :

1° Liquide de Nawaschin

Fixateur chromo-formolé, formule indiquée par P. Dangeard (1937).

Solution A :	Anhydride chromique	1,5 g.
	Acide acétique cristallisable	10 cm³
	Eau distillée	90 cm³
Solution B :	Formol commercial	40 cm³
	Eau distillée	60 cm³

A et B sont mélangés en quantités égales au moment de l'emploi.

Lavage 24 h. à l'eau courante.

2° Liquide de Bouin-Hollande

Fixateur picro-formolé acétique.

C'est le mélange de Bouin dans lequel Hollande augmente la solubilité de l'acide picrique par addition d'acétate neutre de cuivre ; la formule est donnée par Langeron :

Eau distillée	100 cm³
Acétate neutre de cuivre	2,5 g.
Acide picrique	4 g.
Formol à 40 %	10 cm³
Acide acétique cristallisable	1,5 cm³

3° Liquide de Helly

Fixateur au bichromate-sublimé-formol dans lequel le sulfate de sodium, considéré par beaucoup de cytologistes comme inutile, a été supprimé :

Solution mère :	Bichromate de potassium	2,5 g.
	Bichlorure de mercure	5 g.
	Eau distillée	100 cm³

La dissolution se fait à chaud.

Au moment de l'emploi, mélanger :

Solution mère	9 parties
Formol à 40 % neutralisé	1 partie

Lavage 24 heures à l'eau courante.

Il convient d'éliminer le sublimé par passage dans alcool à 80° auquel on a ajouté quelques gouttes de teinture d'iode (jusqu'à coloration brune) ; on passe dans 3 alcools de moins en moins iodés. L'alcool dissout le sublimé et l'iode contribue encore à son élimination en le transformant en iodure de mercure.

Après déshydratation lente, imprégnation au xylol et inclusion dans la paraffine, les objets sont coupés à 10 μ pour les coupes transversales de racines et à 6 μ pour les coupes longitudinales.

Ces coupes sont collées sur lame à l'eau albumineuse préférable à l'eau gélatineuse, car outre les mêmes avantages, elle offre celui de dispenser du collodionnage avant l'hydrolyse à l'acide chlorhydrique de la réaction de Feulgen.

C. — ***Colorations*** (après déparaffinage des lames)

Nous avons utilisé différentes colorations.

1° L'hématoxyline ferrique de Heidenhain

Elle a été le plus couramment employée d'après la formule précisée par Regaud et indiquée par Langeron (1942)

Solution alcoolique d'hématoxyline crist. à 10 %	10 cm³
Glycérine	10 cm³
Eau distillée	80 cm³

La coloration comprend :

— mordançage dans l'alun de fer ammoniacal à 4 % pendant 12 h. ;
— lavage à l'eau courante, 1 h. ;
— coloration 24 h. dans l'hématoxyline ;
— différenciation dans l'alun de fer ammoniacal à 3 % ;
— lavage à l'eau distillée ;

puis séjour de quelques heures dans l'eau de source qui facilite le virage de la teinte ;
— déshydratation et montage au baume du Canada.

2° Violet de gentiane de Newton

Nous l'avons employé assez souvent car il permet d'obtenir beaucoup plus rapidement que par les autres procédés une coloration des coupes ; de plus, cette coloration présente l'intérêt de conserver une certaine transparence aux éléments. Newton W. C. F. et Darlington conseillent d'opérer ainsi :

1° colorer 3 à 10 min. dans une solution à 1 % violet de gentiane (sol. aqueuse saturée de violet de gentiane de Grubler) ;

2° laver rapidement dans l'eau, puis pendant 1/4 de minute à une minute dans une solution à 1 % d'iode et 1 % d'iodure de potassium dans l'alcool à 80° ;

3° différencier rapidement par deux lavages à l'alcool à 100° et deux lavages à l'essence de girofle sous le microscope.

4° monter après avoir passé au xylol.

3° Réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck

Cette méthode peut être employée après fixation aux liquides de Nawaschin ou de Helly.

L'acide thymonucléique après hydrolyse par l'acide chlorhydrique est dissocié et ses bases puriques (guanine et adénine) arrachées libèrent le désoxy-ribose qui agirait sur la fuschine décolorée en la régénérant.

C'est une réaction très élective des éléments chromatiniens et des chrosomes. La technique indiquée par Lison (1936) comporte :

a) Une hydrolyse préalable par l'acide chlorhydrique normal :

— à froid, 1 min.,
— à chaud (60°).

Le temps d'hydrolyse à chaud est variable suivant le matériel étudié et le fixateur employé. Après divers essais nous avons constaté que les durées optima étaient :

pour les Iris fixés au Helly, 10 min.,
pour ceux fixés au Nawaschin, 15 min.

Il s'agit de moyennes, en fait ces temps peuvent varier entre 8 et 18 min. suivant les cas.

b) Coloration dans le réactif de Schiff (fuschine sulfureuse) pendant quelques heures. Ce réactif est obtenu de la façon suivante :

1° dissoudre 1 gr. de fuschine basique dans 200 cm³ d'eau distillée à l'ébullition ;
2° laisser refroidir à 50° ;
3° ajouter acide chlorhydrique normal 20 cm³;
4° laisser refroidir à 25° et ajouter bisulfite de sodium anhydre 1 gr.

au bout de quelques heures la solution n'a plus qu'une coloration jaune paille, c'est ainsi qu'elle doit être utilisée ; elle peut servir très longtemps à condition d'être conservée en flacon bouché à l'émeri et à l'abri de la lumière.

c) Lavage dans trois tubes de Borrel contenant la solution suivante :

Eau distillée	200 cm^3
Bisulfite de sodium liquide du commerce	10 cm^3
Acide chlorhydrique normal	10 cm^3

puis lavage à fond à l'eau distillée.

En outre, il nous a paru intéressant de faire apparaître les éléments nucléolaires que la fuchsine laisse incolores. Pour cela nous avons, dans certains cas, pratiqué une coloration supplémentaire de ces éléments par une solution de vert lumière à 1 %. Cette technique n'a pas toujours réussi et dans certaines espèces les nucléoles n'étaient pas plus colorés que le cytoplasme et les chromosomes prenaient alors une teinte violet grisâtre. En cas de succès, cette méthode était précieuse pour suivre l'élément nucléolaire durant les phases de la mitose.

D. — *Traitement des épidermes*

Ces dernières techniques de fixation et coloration ont été avantageusement appliquées aux épidermes, comme nous l'avait suggéré M. MALVESIN-FABRE. Les épidermes exfoliés traités dans des tubes sont d'abord fixés, colorés selon les techniques usuelles, puis montés au baume : c'est seulement cette dernière opération qui demande quelques précautions dans la déshydratation qui doit être lente, afin que les lambeaux ne se recroquevillent pas. On peut même traiter les épidermes par la méthode de FEULGEN.

E. — *Illustration*

Les examens ont été faits avec l'objectif à immersion X114 Fl. de NACHET et l'oculaire X 15. Les dessins furent effectués avec l'appareil d'Abbe construit par Zeiss. Le grossissement des figures reproduites est de 2.100 diamètres.

RECHERCHES PERSONNELLES

I. — LES ÉPIDERMES

Observation vitale

De toutes les techniques cytologiques, celle qui réclame le plus de précautions, d'attention et de minutie, est l'observation vitale des éléments cellulaires.

Elle exige une longue habitude car elle s'adresse à un matériel vivant très fragile : ces cellules d'Iris sont, comme le faisait remarquer Guilliermond (1930), très délicates et s'altèrent facilement et, de plus, leurs éléments ont des indices de réfraction assez peu différents ne permettant une bonne visibilité qu'avec certains artifices d'éclairage.

L'observation vitale qui n'est considérée par beaucoup que comme une simple vérification, a dépassé pour nous ce rôle de contrôle et nous a permis de recueillir d'utiles renseignements sur la vie du noyau.

Nos observations ont porté sur des épidermes exfoliés ou prélevés par coupes tangentielles ce qui nous permettait, en outre, d'étudier les noyaux des cellules sous-épidermiques.

Les épidermes internes et externes ont été examinés.

L'épiderme aussitôt prélevé était transporté dans une goutte de la solution isotonique de Ringer et immédiatement observé.

Ce milieu qui a donné les meilleurs résultats à Guilliermond (1930) n'a pas paru aussi suffisant à Martens (1930) qui l'accuse « d'entraîner des modifications incontestables ». Dans notre étude, nous n'avons eu qu'à nous louer de son emploi, l'eau de conduite distribuée dans la ville de Bordeaux se montrant plus rapidement funeste à la vie des cellules.

Les modifications apportées au système optique consistaient surtout dans la réduction d'ouverture du diaphragme, l'éclairage atténué et bleuté. Nous n'avons jamais considéré comme

vivants que les noyaux des cellules dont le cytoplasme avait conservé une cyclose rapide. Il convient de signaler ici que les conditions d'observation semblent activer cette cyclose cytoplasmique.

Les noyaux des cellules épidermiques sont assez gros, mais n'occupent qu'une petite place dans les cellules où le cytoplasme constitue une assez mince couche pariétale autour d'une immense vacuole, traversée par des trabécules cytoplasmiques assez fins. Dans ces derniers on peut voir très facilement la cyclose grâce à l'entraînement des leucoplastes. Le noyau occupe une position pariétale plus souvent que le centre même de la cellule. Dans ce dernier cas, des travées cytoplasmiques réunissent à différents points du cytoplasme pariétal le cytoplasme périnucléaire semblant s'irradier autour de lui, et lui assurer un système de soutien.

Il faut enfin veiller à ce que des membranes cellulaires, orientées verticalement dans un plan sous-jacent, ne viennent pas produire une ombre sur le noyau.

Ainsi nous sommes en possession des éléments nécessaires à une bonne observation : noyau vu de face, convenablement éclairé et logé dans des filaments cytoplasmiques en état de cyclose. A première vue, ce noyau se présente comme une masse á peu près sphérique ou très légèrement ovalaire, incolore et tranchant assez peu sur l'ensemble, ce qui rend l'observation difficile; un élément viendrait cependant la faciliter : la présence du nucléole. Il se repère souvent avant le noyau lui-même. Autour de cet élément si facilement reconnaissable parce que, différent de toute autre inclusion cellulaire, s'étend jusqu'à la limite marquée par une membrane assez difficilement discernable l'espace occupé par le caryoplasme. C'est par l'aspect de ce caryoplasme que les noyaux des différentes espèces vont se distinguer. Nous les verrons dans certains cas apparaître comme optiquement vides, c'est le cas d'*Iris ochroleuca* (fig. 4, Pl. XVI), mais ce n'est là qu'une apparence comme nous le verrons plus tard; chez les autres espèces étudiées la structure nucléaire est toujours plus ou moins évidente. Le noyau d'*Iris germanica* (fig. 3, Pl. XVI), semble être assez capricieux quant à sa structure, il nous est arrivé de n'en rencontrer aucune vraiment nette sans cependant que ce noyau atteigne le degré d'homogénéité apparente des précédents car la teinte

générale est plus grise et souvent quelques nuages à peine discernables ornementent le caryoplasme, P. Dangeard (1941) faisait avant nous, une remarque identique lorsqu'il écrivait ; « il « apparaît d'une manière suffisamment certaine que des « noyaux homogènes *in vivo* ne se présentent en cet état que « par suite d'une hydratation semblable de leurs constituants « lesquels ne peuvent être distingués sans le secours de réac- « tifs. De petites variations suffisent probablement puisque « dans une même plante et dans un même organe, des noyaux « au repos parfaitement vivants peuvent paraître suivant les « cas, tout à fait homogènes ou évidemment granuleux ».

Nous remarquons des variations apparentes de structure pouvant amener des erreurs d'interprétation, c'est ainsi que chez *Iris ochroleuca*, *Iris germanica* ou même *Iris pallida* les noyaux peuvent paraître à peu près homogènes ou légèrement structurés suivant les conditions de milieu. Ces variations dépendent de facteurs inaccessibles à l'observation et nous ne pouvons qu'enregistrer les résultats. Ces facteurs doivent être bien peu importants puisque la vitalité de la cellule est conservée, traduite par une cyclose rapide et prolongée. Il importe de signaler que ces variations doivent se produire au sein de la plante elle-même, puisque nos conditions d'observation sont aussi constantes que possible et que ces modifications affectent tous les épidermes d'une même plante. Nous avions pensé que la conservation au Laboratoire durant un jour ou deux des feuilles d'Iris dont la base plonge dans l'eau, pouvait faciliter l'apparition de cette structure. Mais des feuilles examinées une heure après la récolte ont montré cette structure, cette hypothèse ne peut donc être retenue.

Le noyau d'*Iris germanica* que nous avons vu tout à l'heure presque homogène ou très légèrement « nuageux » révèle souvent, à l'état vivant, un réticulum granuleux (fig. 3, Pl. XVI) ; Guilliermond (1930) au contraire ne voit de structure granulaire vraiment apparente que dans des cellules lésées ; si on considère, comme lui, le mouvement brownien comme un premier signe d'altération, nous pouvons affirmer que cette structure granulaire apparaît bien avant. Les liaisons entre ces granules, c'est-à-dire les éléments du réseau, n'apparaissent que tardivement. Cette même structure se remarque chez les autres Iris et s'affirme surtout pour *Iris florentina* où

les noyaux révèlent à l'état vivant une structure granulo-réticulée typique (fig. 2, Pl. XVI); la taille des granules est suffisante pour qu'on puisse, sans autre artifice d'observation, parler d'un ensemble de granules chromatiniens nettement discernables et unis entre eux. Cette union moins évidente, parce qu'*à priori* invisible, se devine grâce à l'alignement en chapelets des corps chromatiniens (fig. 1 et 5, Pl. XVI). En dehors de cet exemple, il nous a été impossible de noter à l'observation vitale l'existence de filaments de jonction. Cela tient à plusieurs raisons : à leur trop faible importance, à leur réfringence assez peu différente de l'ensemble et surtout au trop grand nombre de granules presque tous tangents les uns aux autres. Ce qui permet d'affirmer leur liaison probable, c'est l'agencement d'un certain nombre de granules de calibre semblable et surtout de même réfringence, quelquefois un peu différente de l'ensemble et qui se présentent juxtaposés suivant des lignes courbes (fig. 5, Pl. XVI). Cette disposition se retrouvant plusieurs fois dans un même noyau et très souvent dans le même épiderme permet de penser à une existence réelle des liaisons entre ces granules.

Le système nucléolaire se compose presque toujours d'un seul élément sphérique, rarement deux ; chaque nucléole est plus réfringent que les autres constituants. D'autre part, on remarque que son contour est très légèrement souligné par un espace clair qui ne peut, à notre avis, être assimilé à l'auréole périnucléolaire observée couramment après fixation, il s'agit ici peut-être d'un simple phénomène optique ; en tous cas, son importance réduite ne permet aucune confusion, nous pouvons tout au plus considérer cela comme une limite légèrement accusée entre deux milieux ce qui n'empêche pas de voir, assez rarement toutefois, des corpuscules juxtanucléolaires très nets (fig. 3, Pl. XVI), vraisemblablement de nature chromatinienne; il y aurait donc solidarité entre nucléole et éléments chromatiniens.

A l'intérieur des nucléoles nous avons pu constater, à l'état vivant, la présence de vacuoles globuleuses claires (fig. 1, Pl. XVI), ainsi qu'une très légère structure. Ces faits, peu apparents et rares, n'autoriseraient aucune affirmation s'ils n'avaient été couramment constatés après fixation comme nous le verrons plus loin. Nous croyons donc

pouvoir parler de l'existence de ces structures sur le vivant.

En résumé, observés dans le liquide de Ringer, ces noyaux possèdent une structure granulo-réticulée quelquefois assez peu évidente, les filaments unissant ces granules sont aussi peu marqués.

Accentuation par l'eau acétique à 1 %

Afin de mettre en évidence d'une façon plus certaine la structure de ces noyaux, en particulier de ceux qui se montrent presque homogènes, nous avons utilisé la méthode « d'accentuation » par l'eau acétique à 1 % que nous a conseillée M. Dangeard et dont il a communiqué la méthode et les résultats (1941 *a* et *b*).

L'épiderme est d'abord monté entre lame et lamelle dans le liquide de Ringer afin de vérifier la vitalité des cellules par la constatation d'une cyclose cytoplasmique constante ; un noyau particulièrement favorable à l'observation, situé dans une de ces cellules est placé au centre du champ. Nous faisons alors agir l'eau acétique sur ce lambeau d'épiderme dont la majorité des cellules sont vivantes. Pour cela, à l'aide d'un morceau de papier-filtre placé à une extrémité de la lamelle, nous aspirons le liquide, tandis qu'à l'opposé, à la faveur du courant établi, nous faisons pénétrer l'eau acétique.

Les effets se font rapidement sentir, la cyclose tout d'abord semble accélérée, comme si elle était excitée par le réactif, une fraction de minute après, la vitesse décroît lentement et la structure du noyau commence à s'affirmer de façon appréciable (fig. 8 et 9, Pl. XVI) ; au bout de une à deux minutes 1/2 environ, la cyclose s'étant très sérieusement ralentie, nous cessons de faire agir l'eau acétique et pour cela nous rinçons abondamment au liquide de Ringer par le même procédé qui nous a servi à introduire l'eau acétique. A ce moment, le noyau a une structure très nette (fig. 9, Pl. XVI). Malgré le retour à un milieu normal, la cyclose continue à ralentir pour s'arrêter complètement au bout de 3 à 4 minutes. L'architecture nucléaire quoique très apparente, continue encore à s'accentuer quelques fractions de minute (fig. 10, Pl. XVI), durant lesquelles le mouvement brownien succède à la cyclose. Bien-

tôt tous les constituants semblent figés dans l'immobilité la plus parfaite.

La structure du noyau, alors très accusée, permet une observation minutieuse, le nucléole toujours très visible est souligné par une auréole souvent assez nette (fig. 7 et 11, Pl. XVI), la structure granulaire permet de mieux saisir l'importance des éléments constituants et de soupçonner leurs liens car certains d'entre eux apparaissent nettement unis en chapelets (fig. 9 et 10, Pl. XVI) ; il y a donc lieu de penser qu'un filament invisible est la cause de cet alignement ; ce qui est plus curieux, c'est de constater que les éléments de ce chapelet contourné montrent très exactement la même teinte et ont sensiblement la même importance. Souvent même on peut observer près du nucléole des granules qui lui sont solidaires, ou bien l'extrémité d'un de ces chapelets dirigée vers lui, mais jamais il ne nous a été permis de voir, comme dans le noyau fixé, des relations nettement accusées entre le nucléole et des séries de granules. La membrane nucléaire est elle-même très nette (fig. 10 et 11, Pl. XVI). La taille du noyau dans la majorité des cas n'a pas varié de façon appréciable. Il faut cependant signaler qu'il nous est arrivé d'en voir certains gonfler et même leur membrane se rompre peu de temps après l'introduction d'eau acétique (fig. 12, Pl. XVI). L'ensemble de leur contenu se déversait et prenait l'aspect d'une masse granuleuse légèrement spumeuse, montrant ainsi la viscosité assez grande du contenu nucléaire. Peu à peu cette masse s'estompe et on ne distingue bientôt plus qu'une masse informe traduisant la destruction complète du noyau.

Les transformations de l'accentuation ne conduisent généralement pas à une issue fatale ; en effet après trois quarts d'heure ou une heure, le noyau subit une évolution en sens contraire, ses éléments perdent de leur netteté et l'ensemble va reprendre son aspect primitif presque homogène et hyalin, c'est le premier phénomène de retour à la vie que l'on peut observer ; après un minimum de deux heures, des transformations très lentes s'opèrent dans le cytoplasme jusqu'alors absolument désorganisé et affaissé contre les parois cellulaires et autour du noyau. Ce premier retour se traduit par le mouvement brownien, puis, peu à peu, les déplacements des

particules s'orientent, deviennent plus importants pour reprendre normalement.

La cellule retrouve sa vitalité première, les altérations provoquées n'affectent donc que temporairement les éléments cellulaires. La structure du noyau est seulement renforcée, plus accusée et la figure obtenue, comme le fait remarquer P. Dangeard, est celle d'une bonne fixation.

Cette méthode présente donc le précieux intérêt d'offrir les avantages d'une fixation, tout en montrant, par un passage graduel de la vie à la léthargie et le retour aux conditions normales, qu'il s'agit bien de phénomènes compatibles avec la vie. Nous pouvons dès lors affirmer, comme l'ont fait P. Dangeard (1941) et G. Malvesin-Fabre (1945) que nous sommes en présence de la révélation d'une structure réelle existant au sein du noyau. Ce ne sont vraisemblablement, comme le mentionne P. Dangeard (1941), que les conditions spéciales d'égale hydratation des constituants qui ne permettent pas de les distinguer, mais l'action du réactif acétique modifiant très faiblement le pH du milieu ambiant favoriserait la mise en évidence de ces éléments. Les granules qui se trouvent au sein de la caryolymphe à l'état colloïdal, seraient constitués par des nucléoprotéides dont l'affinité pour l'eau serait diminuée par le changement de pH du milieu ; leur déshydratation provoquerait un début de floculation de l'ensemble de ces granules (le terme de coagulation ne peut être retenu puisqu'il y a réversibilité, quoique M. Duclaux ne veuille pas voir de différence essentielle entre floculation et coagulation) ; nous pensons, comme le fait P. Dangeard qu'il s'agit bien ici d'un début de floculation, terme initial, il est vrai, de la coagulation, mais qui n'entraîne pas, comme elle, d'altérations définitives. Les éléments visibles à ce stade seraient les mêmes que ceux observés après fixation ; colorables par le réactif de Schiff, donc contenant de l'acide thymonucléique, ils constitueraient l'élément chromatinien du noyau, cette chromatine étant dispersée au sein de la caryolymphe, sous forme de granules et d'éléments du réseau.

Il nous est permis de penser que, dans la caryolymphe, ces nucléoprotéines se trouveraient à l'état coacervé, état tout à fait instable car le comportement de ces colloïdes électrolytiques est fonction de l'écart entre leur point isoélectrique

et le pH du milieu. Toute cause, si infime soit-elle, tendant à faire varier cet intervalle amènera des perturbations importantes dans le système. C'est ainsi que l'introduction d'acide acétique fortement dilüé apportant au milieu des ions H + libres engendrera une modification du pH et, par là, diminuera l'affinité des molécules de nucléoprotéines pour l'eau, dès lors les deux phases constituant le système colloïdal étant différemment hydratées posséderont des indices de réfraction différents qui permettront de les distinguer.

Les corpuscules élémentaires dont la réunion forme un granule chromatinien ou chromocentre, deviennent moins hydrophiles ; leur attraction les uns pour les autres est plus grande, ils tendront à se grouper autour de différents points ; ce phénomène entraîne une très faible contraction de chaque granule dont l'effet se répercute sur l'ensemble de l'architecture interne du noyau, au moyen de filaments rétractiles eux aussi, unissant ces granules ; ces filaments demeurent peu visibles ici, vraisemblablement à cause de la multitude et de la proximité des masses chromatiniennes ne laissant jamais un espace clair, condition essentielle à la perception d'aussi minces éléments.

Il nous a été cependant possible de noter parfois l'existence nette de ces filaments ; avec beaucoup d'attention, on peut voir que les masses chromatiniennes sont réunies par des filets très minces, ceci en particulier chez *Iris pallida* (fig. 13, Pl. XVI) où les granules sont assez gros avec des filaments de jonction toujours assez nets.

L'inertie des granules dépend de leur importance numérique ; elle est plus accusée à la périphérie qu'au centre, ainsi peut s'expliquer la création d'une très légère auréole périnucléolaire résultant de l'addition de contractions élémentaires des granules tirant sur les filaments, l'immobilité étant obtenue à la périphérie, les conséquences se feront sentir plus directement au voisinage du nucléole.

Le nucléole déjà assez réfringent évolue assez peu ; peut-être devons-nous songer à sa forme compacte et sphérique offrant le minimum de surface au réactif et, à son pH alcalin qui agirait peut-être par neutralisation.

Tous ces phénomènes s'atténuent, et au bout d'un certain temps nous voyons la vie reprendre dans la cellule ; il y a eu

vraisemblablement adaptation et réaction de neutralisation des éléments cellulaires, ramenant le milieu à des conditions permettant la vie active. On pourrait comparer ce qui se passe avec l'acide acétique dilué sur des noyaux de type euchromocentrique. Ces noyaux qui apparaissent homogènes *in vivo* se montrent avec une structure sous l'effet du réactif. On peut penser qu'il y a eu floculation à l'intérieur de la caryolymphe qui, dans ce type de noyau, est abondante. Dans le cas des Iris l'acide acétique semble agir différemment en révélant ou accentuant une structure préexistante la caryolymphe étant peu abondante chez les Iris, sa floculation, si elle a lieu, peut passer inaperçue.

Toutes ces constatations et hypothèses nous permettent d'interpréter le comportement différent des éléments nucléaires dans les conditions naturelles. Comme nous le disions précédemment, nous avons constaté que certaines espèces offraient dans des conditions d'observation absolument identiques des noyaux à peu près homogènes ou évidemment granuleux, ceci ne résulterait-il pas des conditions externes de vie de la plante ou même du résultat de l'activité métabolique interne de tout un tissu ? Il est très possible, en effet, que des variations de pH très faibles se traduisent par des modifications sensibles dans les noyaux, nous avons déjà constaté qu'ils étaient les premiers à manifester une transformation sous l'effet de l'acide acétique.

Ces conditions imposées à la vie peuvent paraître trop brutales pour pouvoir être assimilées aux modifications naturelles, mais nous devons mentionner des résultats semblables obtenus avec des dilutions plus grandes, 1/500e à 1/800e. Seul le temps nécessaire pour parvenir à l'accentuation augmente, le degré de concentration de l'acide acétique assurant une pénétration d'autant moins rapide qu'il est moins élevé.

On peut objecter que ces concentrations sont encore trop importantes, à quoi nous répondrons qu'il est très possible qu'un écart infime de pH vienne à la longue modifier sensiblement la structure apparente du noyau et qu'il est tout aussi possible que ces modifications métaboliques seules parviennent à entraîner cette très faible variation de pH.

Fixation contrôlée

Après avoir observé ces noyaux à l'état vital ou après accentuation, nous avons étudié les effets immédiats opérés sur eux par la fixation. Pour cela, nous nous sommes inspiré des travaux de fixation comparée de MARTENS (1927) en tenant compte de la critique de P. DANGEARD (1941) qui fait « une objection très sérieuse » à cette méthode de fixation « sous l'objectif » : « le fixateur introduit par une extrémité de la « lamelle parvient au contact des éléments vivants après une « dilution importante dans le liquide de montage entraînant « des différences notables avec une fixation normale par im- « mersion dans le liquide fixateur ». Afin d'écarter le plus possible les causes d'erreurs, nous avons utilisé des fragments d'épiderme de taille réduite montés dans du liquide de RINGER sous une lamelle de très petite dimension, ou encore une lamelle dont les extrémités avaient été relevées vers le haut à la flamme de la veilleuse d'un bec BUNSEN, dans ce cas l'enlèvement et la pénétration des liquides sont grandement facilités, on peut ainsi créer un courant rapide et abondant, car des quantités plus importantes de liquide peuvent être déposées sur la lame sans risquer de déborder sur la lamelle, de plus, le morceau de papier-filtre placé à une extrémité permet une aspiration immédiate le contact entre papier et liquide se réalisant instantanément. Dans ces conditions, après avoir parfaitement observé la vitalité d'un épiderme et quelques noyaux, nous commençons par enlever le liquide de montage et aussitôt déposons à l'autre extrémité quelques gouttes de fixateur qui pénètre très vite par aspiration entre lame et lamelle, une minute à peine s'est écoulée, nous assurons pendant quelques minutes un courant continu de fixateur. Un léger inconvénient doit être mentionné, la lamelle à chaque introduction de liquide subit un mouvement vertical de bas en haut qui diminue peu à peu à mesure que s'effectue l'aspiration, aussi est-on obligé pour suivre les effets immédiats, de manœuvrer activement la vie micrométrique; malgré l'exiguïté de la lamelle et le courant assez rapide nous n'avons pas à signaler de mouvement transversal à cause de son immobilisation par rapport à l'objectif au moyen de la goutte de

liquide d'immersion, l'épiderme lui-même n'accusait aucun déplacement.

L'introduction du fixateur se traduit par un ralentissement brutal de la cyclose, puis par des déplacements saccadés des éléments du cytoplasme en même temps qu'apparaissent le mouvement brownien et l'accentuation de structure du noyau, ces phénomènes s'observent très vite, presque instantanément (fig. 1 et 2, Pl. XVII). Dans les minutes qui suivent, le cytoplasme s'agglomère, les fins tractus disparaissant tandis que le noyau a une structure granuleuse de plus en plus apparente. On constate la présence d'une auréole périnucléolaire à peine plus accusée qu'après l'accentuation par l'eau acétique.

Nous laissons le fixateur en contact avec les objets durant deux heures, puis lavons abondamment par un courant prolongé d'eau distillée ; ce laps de temps permettra d'envisager les transformations comme définitives d'autant plus que la pénétration dans ces épidermes est immédiate.

Nous avons surtout expérimenté avec le liquide de Nawaschin qui nous avait donné jusqu'ici des résultats très satisfaisants. Quoique bon nombre d'auteurs semblent ne pas lui accorder grande confiance, nous sommes obligés de signaler ici les services qu'il nous a rendus. M. Mangenot (1942) reconnaît lui aussi sa valeur en caryologie. Dans les épidermes ainsi fixés, les noyaux sont absolument identiques à ceux déjà observés au début de la fixation, l'auréole périnucléolaire ne s'accroît pas davantage, mais les granulations chromatiniennes encore plus apparentes offrent l'image d'un relief plus saisissant. Dans certains cas, le noyau subit une très légère diminution de volume et souvent acquiert une sphéricité parfaite alors que, vivant, la forme ovoïde semble prévaloir.

Ces techniques, accentuation par l'eau acétique et fixation contrôlée, servent de trait d'union entre l'observation vitale et l'étude après fixation et coloration d'un même matériel. Elles permettent de vérifier la réalité des figures obtenues par les méthodes ordinaires de fixation.

Observation après fixation et coloration

L'étude des épidermes fixés et colorés n'a fait que confirmer de façon certaine la structure vue précédemment en la rendant

plus accessible grâce aux colorations par l'hématoxyline et la méthode de Feulgen.

Epidermes internes

Ici, les comparaisons entre les différentes espèces se montrent pleines d'intérêt, ces noyaux appartiennent à des tissus identiques et leurs fonctions sont semblables puisque nous avons la certitude qu'ils ne se diviseront plus, sauf accident provoquant une blessure.

Nos figures montrent toujours une structure granulo-réticulée très apparente présentant quelques faibles variations avec les espèces, notons au passage que les différences semblent s'atténuer très nettement surtout pour la taille des éléments chromatiniens, en effet, il ne saurait être question de noyaux avec des chromocentres importants comme dans certaines racines, ici vu leur taille réduite nous ne parlerons que de granules. Cette chromatine est assez régulièrement répartie dans tout le volume nucléaire ; mais il arrive souvent qu'on puisse noter une certaine polarisation (fig. 3, 4 et 7, Pl. XVII) : en un point situé à la périphérie, elle s'y trouve plus abondante et sa chromaticité est accrue, la fréquence de ce phénomène est bien moindre que dans les noyaux encore appelés à se diviser.

Comme à l'observation vitale, on se trouve en présence d'une masse ovoïde ou sphérique, limitée par une membrane, possédant en son centre un nucléole et tout autour un ensemble de corpuscules chromatiniens baignant dans la caryolymphe. Ces granules de chromatine ont des tailles très légèrement différentes : *Iris pallida* semble posséder les plus gros (fig. 9, 10, 11, Pl. XVII) ; chez *Iris flavescens*, ils sont de taille variable mais certains sont beaucoup plus importants que la majorité des autres (fig. 3, 4, Pl. XVII) ; ceux d'*Iris pseudacorus* d'une taille moindre que les précédents sont cependant supérieurs à la moyenne (fig. 12, 13, Pl. XVII). Chez *Iris florentina* (fig. 5, Pl. XVII), *Iris germanica* (fig. 6, 7, Pl. XVII), *Iris sambucina* (fig. 14 et 15, Pl. XVII), ils sont à peu près identiques, de dimension assez faible, ne pouvant être nettement distingués qu'avec une coloration convenable, faute de quoi on a l'im-

pression d'un ensemble granuleux dont les éléments ne sont pas parfaitement discernables. En effet, ces granules fort nombreux sont presque tangents les uns aux autres, aussi faut-il assez de chance pour voir nettement certains filaments du réseau. Néanmoins, dans certains noyaux, plus pauvres en granulations, ces filaments apparaissent ; les plus beaux exemples nous ont été donnés par *Iris pallida* dont la taille importante et la moins grande abondance des granules permettent de noter, d'une façon très certaine, l'existence de filaments joignant ces empâtements (fig. 11, Pl. XVII). La nature du fixateur contribue aussi beaucoup à leur bonne visibilité, le plus favorable étant le liquide de Bouin-Hollande, tandis que le liquide de Helly se montre au contraire plus impropre à leur mise en évidence. Les autres espèces, quoique moins riches, montrent quand même toutes des noyaux moins chargés contenant de petites masses chromatiniennes où les filaments se voient facilement ; les filaments encore visibles chez *Iris florentina, Iris germanica, Iris ochroleuca*, le demeurent parfois même après le fixateur Nawaschin (fig. 5, 6, 8, Pl. XVII). Ce qu'il est plus courant de déceler, ce sont des chapelets de granules, ces derniers, ne pouvant être réunis que par un lien matériel quelconque, sont facilement décelables grâce à la colorabilité accusée et égale de tous leurs constituants, il existe vraisemblablement une grande quantité de ces ensembles dans un seul noyau, mais quelques-uns présentent seulement une plus grande chromaticité. Ce qui est plus curieux, c'est de noter que beaucoup d'entre eux sont orientés en direction du nucléole (fig. 3 et 6, Pl. XVII) et s'en approchent tellement qu'on a l'impression que l'extrémité moins chromatique du chapelet, vient finir en contact direct avec le nucléole. Cette supposition est tout à fait plausible étant donné qu'on peut fréquemment remarquer des corpuscules juxtanucléolaires de nature chromatinienne, qui parfois même atteignent une taille assez importante (fig. 5, 9, Pl. XVII). Quant au nucléole souvent très petit et unique il semble ne pas jouer ici un grand rôle dans le noyau, vu son importance très réduite. Certains plus gros présentent quelquefois une structure ou seulement un globule plus clair en leur centre, ces faits sont beaucoup plus rares que dans la zone d'accroissement des racines.

Epidermes externes et cellules stomatiques

Des différences notables doivent être signalées dans l'importance et la structure des noyaux suivant la place qu'ils occupent : en effet, il convient de distinguer entre épiderme interne de la feuille d'*Iris* et l'épiderme externe; dans ce dernier, les noyaux sont plus régulièrement sphériques (fig. 18, 19, Pl. XVII), beaucoup plus petits et moins chargés en chromatine. Celle-ci se trouve répartie en granules apparemment plus importants (fig. 16, Pl. XVII) dans l'épiderme interne. Par contre, les cellules stomatiques possèdent un noyau plus gros, important pour leur faible volume ; il épouse la forme générale de la cellule, mais se trouve plutôt rapproché de la face délimitant l'ostiole (fig. 1, Pl. XVII). Son contenu très chromatique ne permet pas, bien souvent, de distinguer de nucléole tellement la chromatine est abondante et intensément colorable; dans certains noyaux plus particulièrement clairs, nous voyons que les éléments sont de taille inégale (fig. 2, 3, 4, 5, Pl. XVIII).

Enfin, quittant les épidermes, nous mentionnerons une particularité des noyaux des cellules sous-épidermiques : ceux-ci nous révèlent plus facilement les filaments de jonction car ils sont plus pauvres en chromatine et certains granules de forte taille sont nettement assimilables à des chromocentres (fig. 17, Pl. XVII), on a ainsi des figures comparables à celle des noyaux situés loin de la zone de division cellulaire dans les racines.

La série des observations poursuivies sur les épidermes offre le précieux avantage d'établir une liaison entre observation vitale et observation après fixation et coloration. D'après les résultats obtenus par les méthodes de l'accentuation et de la fixation contrôlée qui réalisent une sorte de transition entre ces deux modes d'observation, nous pensons pouvoir affirmer la réalité *in vivo* des figures observées après fixation.

II. — LES RACINES

Quand on examine une coupe longitudinale de racine traitée par un colorant nucléaire, on constate immédiatement

des différences notables dans la structure des noyaux ; ces différences sont nettes quand on passe de la région méristématique à la région subterminale. Plusieurs catégories de facteurs concourent à donner cette impression ; ce sont par ordre d'importance : la grosseur et le nombre des granules chromatiniens, le volume apparent du noyau, l'importance du système nucléolaire et la chromaticité générale.

Nous examinerons les différentes catégories de noyaux, considérant d'abord ceux de la région terminale de la racine, région méristématique où se produisent la majorité des divisions. Ces noyaux sont habituellement dénommés « interphasiques », vu le caractère ambigu de ce terme, nous lui préférons celui de « intermitotique » que propose G. MALVESIN-FABRE (1945), car le premier ferait penser à la période comprise entre deux des phases successives d'une même caryocinèse, or, celles-ci sont trop étroitement liées pour permettre de conserver cette expression. Il est en tous cas étymologiquement impropre pour désigner le noyau entre deux divisions successives, entre deux mitoses. Nous ne pourrons abandonner cette région sans mentionner les remarques faites sur les différents stades de la division nucléaire.

Nous examinerons ensuite les noyaux qui appartiennent à des cellules différenciées, dans la région subterminale. Sauf exception, ils ne sont plus appelés à se diviser ; ils constituent ce qu'on a coutume d'appeler les noyaux « au repos » ou « quiescents », expressions inexactes en ce sens que le noyau en dehors du stade de division est un corps actif ; SHARP (1935) a proposé le terme de « métabolique », cette expression implique surtout une activité en rapport avec la nutrition de la cellule, pour BERILL et HUSKINS (1936) cette conception est trop limitée. Le terme de « énergétique » (energic nucleus), qui implique l'idée de l'existence d'une activité comprenant le développement et le maintien de toute structure et fonction cytoplasmique, serait préférable par opposition au terme « cinétique » (kinetic nucleus) pour le type d'activité nucléaire au moment de la caryocinèse. G. MALVESIN-FABRE préfère le terme d' « acinétique » qui répond mieux à l'activité en apparence réduite de ces noyaux qui conservent, comme il l'a montré pour *Arum italicum* (1941)

une fonction dans la cellule, traduite par un changement continuel dans la topographie des éléments chromatiniens.

Région méristématique

Noyaux intermitotiques

Dans la région terminale de la jeune racine on devine une activité intense, la structure des noyaux est moins délicate que plus haut, la chromatine abondante se colore vivement, les reliefs sont plus heurtés, les nucléoles sont plus importants, autant de caractères qui indiquent des noyaux intermitotiques.

Ces noyaux occupent une place très importante dans la jeune cellule. Les divisions se succèdent sans arrêt et il est parfois difficile de discerner un véritable noyau intermitotique, d'un prime début de prophase, ou préprophase. La distinction peut s'effectuer assez facilement en considérant les relations entre les éléments chromatiniens en intermitose, ils peuvent tout au plus être unis par de fins tractus faiblement chromatiques tandis qu'au début ou à la fin d'une division ces mêmes éléments sont reliés par des anastomoses épaisses nettement chromatiques qui peuvent être suivies assez loin.

La chromatine

Le noyau intermitotique contient une grande quantité de chromatine répartie en granules assez régulièrement calibrés et d'une taille inférieure à ce que nous appelons des chromocentres. Sa répartition est fort irrégulière et, comme le fait remarquer P. Dangeard à propos de l'*Arum italicum* (1936) il est vain de vouloir retrouver des territoires correspondant aux chromosomes. Nous inclinerions à penser que ces granulations seraient assimilables à des chromomères, nous verrons la justification de ce rapprochement à propos de la division du noyau. Ces granules se concentrent sur certaines plages à contours assez précis qui apparaissent ainsi plus fortement colorées tandis que le reste de la cavité nucléaire est occupé par des granulations plus éparses (fig. 7, 8, Pl. XVIII). Ces plages souvent réparties à la périphérie pointent fré-

quemment vers l'intérieur en direction du nucléole (fig. 13, Pl. XVIII), cette localisation n'obéit à aucune loi ou direction générale par rapport à la polarisation de l'organe.

Par une coloration convenable, par exemple, une hématoxyline suffisamment régressée, on peut se rendre compte, très souvent, qu'il n'y a pas une simple juxtaposition de granules chromatiniens, mais qu'en réalité il existe une liaison entre ces granules. Avec un peu d'attention on voit, en certains points, une série de granules alignés et reliés entre eux par un fin tractus (fig. 10, Pl. XVIII) ; plus rarement ces granules paraissent constituer les nœuds d'un réseau, réseau qui, dans des circonstances favorables d'éclairement, peut apparaître très nettement ce qui permet de supposer que ces relations existeraient normalement dans le noyau vivant. Martens (1927-1928) a noté pareil comportement pour les noyaux d'*Arrhenatherum elatius*.

Dans les différentes espèces étudiées, nous avons pu noter cette structure avec cependant quelques variantes, en particulier quant à la taille des granules. Pour une espèce donnée ils ont, en général dans cette région, une taille constante. La physionomie la plus courante est celle qui se rencontre chez *Iris germanica* (fig. 13, 14, Pl. XVIII et 5, 6, 7, 8, Pl. XXII), les granules ont une taille moyenne, leur condensation sur certaines aires donne, tant à l'hématoxyline qu'au Feulgen, des plages souvent fort sombres, dans les espaces clairs leur abondance est suffisante pour former un réticulum granuleux. Les noyaux d'*Iris florentina* (fig. 8, Pl. XVIII et 2, 3, Pl. XXII) et d'*Iris pseudacorus* (fig. 3, 5, Pl. XIX et 12, Pl. XXII) ressemblent beaucoup à ceux-ci. Chez *Iris ochroleuca* la chromatine semble en plus grande abondance et la dimension des granules plus importante (fig. 16, Pl. XXII et 9, Pl. XXII). La transformation inverse s'opère chez *Iris sambucina* (fig. 7, 8, Pl. XXII et 13, Pl. XXII), ceci vérifié par la méthode de Feulgen permet de conclure à une moins grande abondance de chromatine dans cette espèce.

L'auréole périnucléolaire

Autour des éléments du système nucléolaire existe un espace clair où l'on ne distingue en général aucune granulation.

Cet espace est couramment appelé auréole périnucléolaire, d'après DE LITARDIÈRE (1921) elle serait due au fixateur, P. DANGEARD (1941), la voit apparaître durant la fixation chez *Ricinus communis*, MARTENS (1927) remarque sa dimension d'autant plus réduite que le fixateur est meilleur, et ce même auteur (1930) contrairement à TISCHLER (1921-1922) précise que ce phénomène traduit non un changement de taille du nucléole, mais un écartement du réticulum. Il s'agit bien, en effet, d'une rétraction du réseau et non d'une contraction du nucléole, car ce dernier occupe un volume normal ne permettant pas de supposer qu'il ait pu atteindre, sur le vivant, les limites de l'auréole claire. De plus, fréquemment cet anneau clair est entouré d'un autre dont la coloration est nettement plus accusée que l'ensemble du noyau : ce deuxième anneau met en évidence la concentration de granules chromatiniens occasionnée par le retrait du voisinage immédiat du nucléole ; ce fait, visible après coloration à l'hématoxyline (fig. 9, Pl. XVIII), s'affirme surtout après coloration par la méthode FEULGEN (fig, 2, 3, Pl. XXII). Lorsque, parfois, cette rétraction n'entraîne pas la rupture des filaments qui unissent les granules chromatiniens juxta-nucléolaires aux autres granules chromatiniens, il en résulte seulement une plus grande tension des filaments. Un cas démonstratif nous a été fourni par un noyau d'*Iris ochroleuca* (fig. 1, Pl. XIX) possédant un nucléole ovale qui a été déformé vraisemblablement sous l'effet de la traction opérée par le filament solidaire du réseau et du nucléole par l'intermédiaire d'un corpuscule chromatinien juxta-nucléolaire.

Cette disposition vient affirmer la solidarité du nucléole et des autres éléments du noyau ; si les relations sont difficiles à voir, elles n'en existent pas moins et ont déjà été figurées par GERASSIMOVA (1934) chez *Crepis capillaris* (fig. 15, Pl. XI). La nature de ces corpuscules adhérant au nucléole a été nettement déterminée par la double coloration Feulgen-Vert-lumière, ils sont colorés en rouge par le réactif de SCHIFF (fig. 5, Pl. XXII) ils sont donc de nature chromatinienne. Il peut arriver qu'un nucléole déplacé par le rasoir entraîne avec lui ces corpuscules juxta-nucléolaires (fig. 6, Pl. XXII) et même les filaments qui les relient aux autres corps chromatiniens du noyau (fig. 8, Pl. XXII) confirmant ainsi l'existence

des relations observées plus haut à l'intérieur du noyau.

Ces relations sont encore très visibles dans les gros noyaux des grandes cellules du plérome, appelées à devenir les gros vaisseaux du bois. Ces noyaux volumineux et peu chromatiques permettent l'observation des mailles du réseau (fig. 12, 15, Pl. XVIII).

Sur le vivant, à aucun moment nous n'avons pu observer aussi nettement l'auréole périnucléolaire : granules chromatiniens et nucléole se succèdent presque sans interruption, ils paraissent contigus ; au contraire, après fixation, nous notons une bande circulaire vide d'éléments colorables. Cette auréole, très peu importante dans les épidermes, est plus accentuée dans les racines, observation concordant avec les remarques de P. Dangeard (1937) qui mentionne une auréole périnucléolaire d'autant plus grande que le fixateur arrive plus lentement. En effet, les noyaux épidermiques sont atteints instantanément par le fixateur tandis que ceux des racines ne le seront qu'au bout d'un certain temps et progressivement : le fixateur y parvenant d'abord dilué dans les milieux internes de l'organe et se concentrant peu à peu.

Le nucléole

Le nucléole des noyaux particuliers des cellules appelées à devenir des vaisseaux du bois est lui aussi peu chromatique ; on y distingue parfois une sorte de vacuole sphérique semblable à celle que décrivent Berghs (1904) chez *Spirogyra*, Van Camp (1924) chez *Clivia miniata*, Gerassimova (1934) chez *Crepis capillaris* (fig. 22, 23, 25), Pelletier (1935) chez *Aesculus Hippocastanum*, Mme P. E. Heim (1937) chez les Cucurbitacées ; Archambault (1937) remarque ces « sortes de vacuoles » résultant, d'après lui, de la séparation d'une protubérance nucléolaire, plus tard, il modifie cette conception à propos de *Victoria regia*. G. Malvesin-Fabre (1945) étudiant le noyau des Aracées considère qu'il s'agit souvent de simples cavités intranucléolaires qui peuvent parfois être en relation avec des corpuscules Feulgen-positifs. Nous avons seulement pu voir une vacuole unique (fig. 10, 12, Pl. XVIII) pas toujours située au centre du nucléole. Dans des conditions favorables on peut noter assez fréquemment cette particularité.

Dans les noyaux intermitotiques, le système nucléolaire est beaucoup plus important que dans les régions formées de tissus différenciés; il n'est pas rare, en effet, d'y rencontrer des noyaux à trois nucléoles (fig. 6, Pl. XVIII et 4, Pl XIX) alors que, plus haut, un seul est la règle à peu près générale. Dans tous les cas, le volume nucléolaire total semble être indépendant du nombre des constituants et son rapport à celui du noyau à peu près constant pour une région déterminée. Ces remarques sont valables pour toutes les espèces étudiées.

Ces différences dans la constitution de l'appareil nucléolaire s'accentuent encore lorsqu'on étudie son comportement vis-à-vis des colorants. Dans des noyaux voisins ou parfois dans un même noyau leur colorabilité à l'hématoxyline est difffé-rente (fig. 18, Pl. XVIII). Ces observations militent en faveur d'une variabilité dans la composition chimique du nucléole traduisant ainsi son rôle probable dans le métabolisme nucléaire. Ce rôle actif s'affirme encore par la structure observée chez certains nucléoles qui présentent des taches de forme variable (fig. 10, 17, Pl. XVIII). Il ne nous a jamais été permis d'observer d'éléments Feulgen-positifs intranucléolaires. L'activité nucléolaire se remarque aussi dans des figures qui montrent d'apparentes divisions de nucléoles : deux masses globuleuses sont réunies par un pont étroit souvent moins coloré, ce qui permet de supposer qu'il y a eu étirement de la substance. Ce phénomène est particulièrement net dans les noyaux en voie d'allongement (fig. 19, Pl. XVIII). Il importe de noter ici les déformations souvent importantes que peuvent présenter les nucléoles, ils semblent parfois émettre des pseudopodes et donnent souvent des exemples de bourgeonnement allant jusqu'à l'émission d'un minuscule nucléole (fig. 11, Pl. XVIII).

Avant de quitter cette région terminale, il convient de dire quelques mots sur les noyaux de cellules en voie de dégénérescence de la coiffe. Ces noyaux ne peuvent pas être appelés intermitotiques, car ils ne se multiplieront plus ; ils sont en général sphériques, assez petits, pauvres en chromatine ; cette dernière, répartie en granules assez dispersés, peut constituer des plages très légèrement plus chromatiques par accumulation de plusieurs granules.

Tous ces noyaux se présentent donc avec un type granulo-

réticulé assez net, mais la répartition des granules ne se fait pas uniformément ; le relief paraît tourmenté ; on remarque, en effet, très souvent à la périphérie des plages très colorées formées d'éléments chromatiniens très nombreux, très serrés tandis que dans la région centrale on ne trouve que quelques granulations éparses constituant une plage assez claire.

Cette structure est à rapprocher de celle décrite par P. Dangeard (1937) chez *Arum italicum* : « noyaux à chromocentres composés unis en un réticulum (réticulum chromocentrique) ».

Nous avons pu noter l'existence de filaments du réseau unissant les éléments chromatiniens chez *Iris pallida* et *Iris sambucina*, ce dernier étant particulièrement pauvre en chromatine ; ils apparaissent nettement et nous avons pu vérifier, par la réaction nucléale de Feulgen, qu'ils étaient de nature chromatinienne.

Les différents stades de la carcyocinèse
Rôle joué par le nucléole

Nous avons étudié la division cellulaire en portant surtout notre attention sur les particularités de la division nucléaire chez les Iris. Ces particularités nous ont paru devoir être recherchées du côté des nucléoles et de leur rôle dans la mitose. C'est ici que nous avons porté notre attention, laissant de côté la description des chromosomes qui a déjà été faite (M. Simonet, 1932, 1934). Il s'agissait en somme d'indiquer ce qui, dans la division nucléaire des Iris, pouvait être considéré comme plus spécialement caractéristique. Nous dirons un mot également de la structure chromonématique.

La prophase

Nous avons vu que le noyau intermitotique, bien avant la prophase, accumule une quantité considérable de chromatine. Le nucléole lui-même acquiert une grande importance et sa chromaticité à l'hématoxyline ou au Vert Lumière est élevée.

Au début des phénomènes prophasiques, on peut voir certains tractus filamenteux s'accuser, et ceci, même après le Feulgen où ils se montrent aussi colorés que les granules mais cependant moins nettement visibles parce que, de calibre

plus réduit. Les anastomoses transversales entre filaments principaux semblent disparaître ; en tous cas l'accentuation ne touche que les filaments appelés à devenir des chromosomes. Ces filaments fort longs ne peuvent être suivis en entier, ils sont porteurs, de loin en loin, de corpuscules chromatiniens que nous pensons pouvoir assimiler aux chromomères. Le calibre de ce filament chromatinien est d'autant plus faible que la prophase est moins avancée, chacun de ces filaments se contracte pendant la prophase tendant ainsi à rapprocher les granules chromatiniens. Les corpuscules chromatiniens sphériques, réunis par des filaments d'un calibre inférieur peuvent se voir très souvent (fig. 17, Pl. XIX). Cette accentuation de structure a déjà été notée par P. DANGEARD chez *Pisum sativum* (1937), et Mlle C. DELAY, chez *Ceratonia siliqua* L., écrit que « certaines travées du réseau se renforcent et deviennent plus chromatiques »; à un stade ultérieur, elle remarque que les filaments se raccourcissent peu à peu pour donner des chromosomes assez courts. Cette schématisation correspond à peu près aux phénomènes qui se déroulent chez les Iris. En adoptant les conceptions de HEITZ nous pouvons considérer que les granulations chromatiques du noyau intermitotique représentant l'hétérochromatine vont former les chromosomes après adjonction d'euchromatine. Cette euchromatine est la partie fugace des chromosomes, elle disparaîtra à la télophase.

Alors que les ensembles de granules chromatiniens semblaient logés à la périphérie du noyau et tendre des prolongements vers le nucléole, les chromosomes prophasiques issus de cette chromatine paraissent bientôt se concentrer autour du nucléole; on sent, plus souvent qu'on ne peut le rendre sur un dessin, que ce nucléole est un centre d'attraction pour les chromosomes (fig. 13 et schéma 14, Pl. XIX).

La grande chromaticité du nucléole, notée dans l'intermitose et au début de la prophase, ne commence à décroître que lorsque la prophase est avancée. Il est assez courant de noter au cours de cette phase des relations entre nucléoles et futurs chromosomes, cela s'explique facilement quand on a noté que des granulations chromatiniennes adhéraient à la surface du nucléole et étaient reliées aux autres par des filaments du réseau, or ce sont là les constituants des futurs chro-

mosomes (fig. 13 et 15, schémas 14 et 16, Pl. XIX). De là à conclure qu'il existe des échanges de matière entre nucléole et futurs chromosomes, il n'y a qu'un pas ; et ce pas a été franchi il y a bien longtemps par Cleland (1914), Van Camp (1924), Lenoir (1926), Pelletier (1935), Gavaudan (1935) et Yamaha (1937). Quant au mécanisme de ces échanges, il paraît difficile d'admettre des échanges directs par contact intime, ce contact, s'il facilite l'imprégnation des chromosomes, n'en est pas le seul mode car, en fin de prophase, il n'existe aucune différence entre les chromosomes en contact avec le nucléole et ceux qui en sont éloignés. Cependant, à plusieurs reprises, nous avons pu noter chez *Iris ochroleuca* une plus grande chromaticité dés filaments en contact avec le nucléole. Cette différence atteint même les granulations chromatiniennes (fig. 9, 10, Pl. XIX), autour de nucléoles peu chromatiques sont groupés de futurs chromosomes beaucoup plus chromatiques que les autres. Nous ne pensons pas qu'il y ait contact intime entre toute l'étendue du chromosome et le nucléole, il existe tout au plus entre les parties renflées représentant d'anciens granules chromatiniens. Ceci nous amène à signaler de curieux rapprochements (fig 11, schéma 12, Pl. XIX). Les contacts s'effectuent habituellement par l'extrémité d'un chromosome (fig. 13, schéma 14, Pl. XIX), nous voyons un noyau en prophase coupé par le rasoir, les chromosomes peu nombreux permettent d'étudier l'insertion de l'un deux sur le nucléole. La partie principale est homogène et d'un fort calibre tandis que la partie distale prend un aspect granulo-filamenteux et va se perdre dans la caryolymphe, la partie proximale s'amincit brusquement et se prolonge seulement par un mince filament qui l'unit à un corpuscule chromatinien important fixé au nucléole qui, pour mieux dire, semble collé, plaqué, contre lui et légèrement étalé, ce corpuscule est lui-même en relation avec un autre de taille plus faible par l'intermédiaire d'un filament très chromatique. Cette disposition fait penser à la liaison d'un chromosome et de son satellite, il peut en être ainsi puisque M. Simonet (1934) compte dans cette espèce deux chromosomes porteurs de satellites. Ce qui est curieux c'est l'apparence de ce double satellite lié au chromosome.

De Litardière (1935) signale qu'il n'a jamais observé de contacts entre nucléoles et chromosomes, ici ils sont indé-

niables, analogues à ceux signalés chez *Narcissus* par Fernandes (1936) qui ne sait pas si la substance nucléolaire vient renforcer les chromosomes et leur donner une certaine rigidité. Beaucoup plus affirmatif se montre Eichhorn (1937), qui ne voit chez *Begonia pictaviensis* « aucune participation du nucléole à l'édification des chromosomes ». Il semble qu'il n'en est pas de même chez les Iris. Si les relations d'accolement sont loin de fournir une preuve indubitable, d'autres faits sont plus probantes : le système nucléolaire est toujours plus développé dans un noyau intermitotique, la colorabilité et, quelquefois le volume nucléolaire diminuent à mesure que s'édifient les chromosomes. A-t-on le droit d'établir une relation de cause à effet et de conclure qu'une partie de la substance nucléolaire concourt à l'édification des chromosomes ? Malgré Eichhorn et Franquet (1937) pour qui les chromosomes se forment uniquement aux dépens de l'enchylème nous pensons pouvoir répondre par l'affirmative. A ce même sujet, Martens (1922) se montre prudent mais signale néanmoins que la chromaticité croissante semble être due à une imprégnation nucléolaire. Gavaudan (1935) pense, lui aussi, que le nucléole prendrait part à l'édification des chromosomes à la prométaphase et voit dans les contacts étroits des échanges de matière. Sur ce dernier point nous nous demandons s'il y a nécessité de contact puisque des filaments éloignés acquièrent aussi la même structure ; ceux qui se trouvent près du nucléole (fig. 9, 10, Pl. XIX) se colorent plus précocement que les autres, mais tous parviennent au même état.

Nous sommes donc amené à concevoir dans l'édification des chromosomes, des transformations physico-chimiques s'opérant au sein du noyau. Ainsi, avec Gavaudan (1937) nous pourrions admettre que l'importance des relations entre nucléoles et chromosomes réside surtout dans l'attraction ou l'adhésivité spéciale que manifeste le nucléole vis-à-vis de certains corpuscules Feulgen-positifs à moins qu'il ne s'agisse d'une simple attraction due à leur différence d'affinité chimique (nucléole acidophile et chromatine basophile). Il nous semble préférable d'admettre qu'une participation du nucléole s'effectuerait à distance. L'hypothèse sur la synthèse partielle de l'acide thymonucléique émise par J. Brachet (1944) nous apporte des éclaircissements sur notre manière de concevoir

la chose ; dans l'œuf d'oursin (*Paracentrotus lividus*), la teneur en acide thymonucléique des noyaux s'accroît en même temps qu'on observe une diminution corrélative de l'acide ribonucléique du cytoplasme, il voit là une synthèse possible de l'acide thymonucléique au niveau des chromosomes aux dépens de l'acide ribonucléique. Or, l'acide ribonucléique est non seulement localisé dans le cytoplasme mais aussi dans le nucléole et au cours de la prophase nous constatons, par la réaction nucléale de Feulgen, que la quantité d'acide thymonucléique croît considérablement au niveau des chromosomes, de plus, la chromaticité à l'hématoxyline du nucléole décroît en même temps. Van Camp (1935) qui considère que le nucléole joue un rôle considérable dans l'édification des chromosomes a réussi à obtenir la réaction nucléale de Feulgen sur les nucléoles de noyaux traités par l'endosomase, diastase extraite des ganglions du cou de la vache. Il admet donc la possibilité, au moment de la division, d'une transformation des nucléoprotéides nucléaires sous l'influence d'une diastase.

Il ne nous resterait qu'à expliquer le mécanisme de passage et de transformation de cet acide ribonucléique en acide thymonucléique, nous n'en sommes qu'aux hypothèses, il est possible qu'il subisse d'abord une hydrolyse, sa molécule pourrait être dégradée en mononucléotides qui seraient ainsi plus facilement utilisés. Les techniques actuelles ne permettent malheureusement pas encore de dépasser le stade des hypothèses,

La métaphase

Au cours de cette phase on ne voit généralement plus trace de nucléole, mais de nombreuses exceptions nous contraignent à la prudence. En effet, tous les nucléoles ne disparaissent pas à la fin de la prophase (fig. 18, Pl. XIX) nous voyons parfois un « résidu nucléaire » de taille et de chromaticité réduites qui est souvent en relation avec un chromosome. Ce fait a été observé par de nombreux auteurs : Gavaudan (1937) chez *Allium porrum*, Eichhorn (1938) chez *Acacia*, Mlle Delay (1940-1941) chez *Lupinus albus*, *Phaseolus vulgaris* et chez *Psilotum*, Mme Heim (1941) chez *Vanda tricolor*, de Litardière (1935) observe ces mêmes formations, mais ne note jamais de relation avec les chromosomes.

Des exemples assez nombreux nous sont fournis par les Iris, bien souvent ces résidus sont en relation avec l'extrémité d'un chromosome long et sont maintenus à l'extérieur du plan équatorial (fig. 20, 22, Pl. XIX et fig. 2, 3, 4, Pl. XX). Comme le montrent les dessins, la chromaticité et l'importance de ces masses sont variables ce qui s'explique par leur présence accidentelle. Elles semblent jouer le rôle de corps mort lors du déplacement des chromosomes, nous pouvons les voir déformées par suite de la traction exercée sur elles par le chromosome en déplacement (fig. 22, schéma 23, Pl. XIX), ici la sphère très chromatique représentant le nucléole primitif est prolongée par un cône beaucoup moins chromatique provoqué par la traction d'un ou de deux chromosomes qui adhéraient précédemment au nucléole. Bien souvent aussi il peut exister des résidus libres, de petite taille, ces résidus nucléolaires souvent inclus dans le fuseau se trouvent éloignés des chromosomes, ils vont fréquemment prendre la place qu'occuperait un centrosome (fig. 19, Pl. XIX et 1, Pl. XX).

Dans les plaques équatoriales vues de face, il est souvent délicat de distinguer des résidus nucléolaires ; ils existent néanmoins, mais on ne peut les voir que dans certains cas particulièrement favorables ; leur situation implique presque nécessairement une taille réduite pour qu'ils aient pu être entraînés par les chromosomes, mis à part le cas où une masse importante se trouve déjà en place. Dans la figure 5, Pl. XX deux résidus nucléolaires se situent dans le prolongement des deux flèches, il est souvent assez difficile d'affirmer leur existence car, dans ce cas, si le résidu supérieur est indéniable, il n'en est pas de même pour l'inférieur qui pourrait être l'extrémité retournée d'un chromosome ; ici la masse est trop faible pour permettre l'affirmation. Après coloration au Feulgen-Vert Lumière l'observation est facilitée (fig. 14, Pl. XXII).

L'anaphase

Ces résidus nucléolaires se retrouvent à l'anaphase. S'ils sont liés à un chromosome ils cheminent avec lui (fig. 6, Pl. XX). Comme en métaphase ces masses semblent présenter une certaine inertie, sur la figure 8, Planche XX on peut voir une

figure de fin d'anaphase avec un résidu nucléolaire en position équatoriale, sur ce résidu un chromosome reste fixé tandis que l'autre chromosome identique, résultat du clivage, vient de s'en détacher et chemine vers le pôle avec un sérieux retard. Cette observation se confirme chez *Iris germanica* après Feulgen-Vert Lumière (fig. 5, Pl. XXII).

La télophase

A chaque pôle se forme une masse chromosomiale d'apparence compacte. Y a-t-il vraiment à ce stade un rapprochement si étroit des chromosomes que leur fusion se produirait ? Nous sommes en droit de nous le demander, car, dans les coupes transversales toutes les vues polaires ne nous ont donné que des sections de chromosomes très nombreux et très rapprochés sans qu'il y ait soudure. Mme P. E. Heim (1941) les voit aussi conserver leur individualité. Les résidus nucléolaires toujours présents paraissent, dans la majorité des cas, définitivement rejetés hors de la masse des chromosomes (fig. 9, Pl. XX) et ceux qui se trouvent en contact avec un chromosome n'en sont pas moins éliminés (fig. 16, Pl. XXII).

Les phénomènes qui suivent ce tassement polaire conduisent insensiblement les noyaux-fils à l'état antérieur intermitotique ; ces phénomènes sont difficilement observables dans le détail. On voit se reconstituer la membrane nucléaire et on assiste à l'intérieur de celle-ci à une déchromatisation des chromosomes qui fait apparaître une masse de plus en plus ajourée jusqu'au moment où les filaments porteurs de granules reparaissent enchevêtrés les uns dans les autres (fig. 10, Pl. XX). L'apparition des nucléoles est difficile à noter on peut seulement constater leur présence lorsqu'ils ont atteint une taille qui permet de ne plus les confondre avec les granulations chromatiniennes. Ils apparaissent en nombre plus important que dans les noyaux adultes, disposés symétriquement dans les deux noyaux, de Smet (1914), voyait dans cette symétrie une preuve que la substance nucléolaire derivait des chromosomes télophasiques, cette interprétation est admise par de Litardière (1921), Sprumont (1926), Shaede (1928), Abele (1930), Eichhorn (1931). Il est curieux de cons-

tater que c'est au contact de ces nucléoles symétriques que subsistent le plus longtemps les restes des chromosomes (fig. 11, Pl. XX).

Le nombre des nucléoles est appelé à se réduire, par fusion pense DE LITARDIÈRE (1921) chez *Pteris cretica*, nous constatons seulement la disparition de certains et l'accroissement de taille des autres. Souvent aussi nous constatons la présence d'un gros nucléole très chromatique avec, en outre, un ou deux autres de taille et de chromaticité très faibles, ce qui permet de penser que leur destruction s'achève par dissociation dans l'enchylème, tandis que plus loin un autre s'accroît à l'aide de ces matériaux. Par ces observations, l'importance du rôle du nucléole dans la caryocinèse s'affirme et s'il ne paraît pas y avoir d' « aspiration » de la substance nucléolaire par les chromosomes, comme le faisait remarquer LENOIR (1922) à propos de *Fritillaria imperialis* le nucléole jouerait néanmoins un rôle trophique vis-à-vis des chromosomes. Nombreux sont les auteurs qui ont noté cette collaboration qui semble chaque jour être plus complètement mise en évidence.

L'étude de la division du noyau nous a conduit à examiner une question importante, celle de la structure des chromosomes. Malgré qu'elle ne fût pas le but essentiel de notre recherche nous sommes amené à préciser notre manière de voir. L'édification des chromosomes prophasiques, comme nous l'avons dit, se fait aux dépens des éléments du réseau et, très certainement de l'enchylème et du système nucléolaire. La structure intime de ces chromosomes a pu être révélée à de nombreux auteurs pendant cette formation (comme pendant leur destruction à la télophase). Les opinions très différentes formulées à ce sujet engagent à beaucoup de prudence car de grands noms sont attachés à des conceptions fort différentes. En préprophase nous n'avons jamais pu voir autre chose que des granules chromatiniens alignés et réunis entre eux par de minces tractus filamenteux moins chromatiques ; cet aspect, visible aussi en télophase, nous a conduit à interpréter la structure des chromosomes de la manière suivante. Les granulations chromatiniennes nous paraissent être les chromomères portés par le filament du réseau, le chromonéma. Nous n'avons jamais pu constater, comme l'a fait DOULAT

(1943), à propos de *Hyacinthus orientalis*, que ces granules représentent un point d'enroulement plus marqué du filament chromonématique sur lui-même comparable à une corde à nœuds. Nous avons vu nettement cette file de granules réunis par un filament de nature chromatinienne (vérifié avec la coloration suivant la méthode de FEULGEN) présenter des sinuosités et décrire des courbes. Tous ces mouvements se font d'une manière désordonnée sans qu'il puisse, pour nous, être question de spiralisation. L'hétérogénéité du chromosome se limite pour nous aux deux éléments : granules et filament tous deux de nature chromatinienne ; nous n'avons pu déceler la présence du constituant achromatique : la matrix.

La formation des chromosomes consisterait donc en un dépôt de substance chromatique sur le filament chromonématique en même temps que les portions comprises entre les chromomères se rétracteraient, tendant ainsi à rapprocher ces derniers. Jamais nous n'avons pu apercevoir de formation spiralée. On sait d'ailleurs que les formes spiralées ont surtout été mises en évidence au cours des divisions méiotiques. Dans les noyaux somatiques, quelques exemples semblent favorables à l'étude de la spiralisation du chromonéma, *Allium cepa* (MANGENOT, 1942), mais ce sont des exemples encore isolés.

Quant à la structure intime du chromosome définitif, elle nous paraît homogène. Nous n'avons jamais pu noter de structure chromonématique, il est vrai que nous ne nous sommes pas attaché à cette question particulière et que les structures décrites ont été surtout observées à la méiose. Nous avons volontairement délaissé les méthodes si spéciales employées, en particulier, par les cytologistes de l'école japonaise.

Région subterminale

Dans les cellules situées assez loin de la zone d'intense multiplication, le noyau accompagne la cellule dans son étirement longitudinal ; nous rencontrons donc couramment des noyaux ovales ou même fusiformes d'autant plus allongés qu'on s'éloigne des régions méristématiques et de différenciation des tissus ; ils ont une structure assez variable qui diffère sensiblement de ceux situés plus bas.

La chromatine

La répartition de la chromatine se fait d'une manière différente ; considérons le cas le plus caractéristique, celui d'*Iris ochroleuca* (fig. 5, 6, 7, 8, Pl. XXI) : nous remarquons tout d'abord un certain nombre de chromocentres volumineux et très chomatiques de forme globuleuse quoique souvent malaisée à définir, disposés çà et là d'une manière désordonnée, de préférence à la périphérie du noyau. A côté de ces corpuscules importants, assez peu nombreux puisqu'ils ne dépassent guère la vingtaine, se trouvent des grains de chromatine très petits, baignant dans la caryolymphe. Leur dispersion communique une certaine teinte grise au noyau, ils forment un réticulum nettement apparent.

Il ne faudrait pas croire que cette disposition exclut l'existence de relations entre ces éléments, nous les avons déjà entrevues et nous les retrouvons ici, souvent plus apparentes, l'encombrement étant bien moindre. On aperçoit en effet, dans de nombreux cas, des chromocentres prolongés par une sorte de queue moins chromatique baignant dans le caryolymphe, quelquefois même réunie à celle d'un autre chromocentre (fig. 7, Pl. XXI). Détail encore plus nettement accusé : il est assez courant de noter une succession de granules de moyenne ou de petite taille régulièrement alignés qui font apparaître la possibilité d'un arrangement qui subsisterait depuis la dernière mitose (fig. 12, 13, 14, 15, Pl. XX) ; ces chapelets (le terme traduit très bien la réalité) seraient peut-être les ultimes restes de chromosomes n'ayant pas subi de complète désorganisation ou bien révéleraient une disposition normale qui n'apparaît pas plus nettement par suite des conditions défavorables que nous imposons à la nature. Ces ensembles moniliformes, formés de granules ainsi alignés et réunis, ont donné naissance aux chromosomes au moment de la caryocinèse ; leur comportement nous autorise donc à considérer les granules qui les composent comme étant les chromomères subsistant ainsi dans le noyau non en division.

Il est courant, ici aussi, de rencontrer des chromocentres ou des chapelets de granules en relation avec le système

nucléolaire ; on remarque en effet, très souvent, à la surface du nucléole des corpuscules dont il convient de préciser la nature ; c'est ce que nous avons fait par la coloration Feulgen-Vert-lumière qui permet la distinction entre substance nucléolaire et chromatinienne. Cette coloration n'offre malheureusement pas les mêmes garanties de réussite avec toutes les espèces étudiées ; certaines ne donnent pas, lors de la coloration par la méthode de FEULGEN, les belles teintes rouge violacé qu'on serait en droit d'attendre, mais une couleur délavée qui rend les observations moins faciles ; dans cette technique l'inconvénient majeur est de voir, dans certains cas, le cytoplasme retenir très fortement le Vert-lumière et l'ensemble prendre ainsi une teinte uniformément verte.

En faisant varier les temps d'hydrolyse à l'acide chlorhydrique ou de séjour dans le réactif de SCHIFF aucune amélioration ne s'est manifestée. Des lots de racines appartenant à une même plante ou provenant de différents sujets d'une même espèce ayant toujours conduit à un résultat décevant et de plus le même mode opératoire s'étant avéré satisfaisant avec d'autres espèces il nous est permis de supposer qu'il existe, dans les noyaux, entre les diverses espèces des différences constantes au point de vue chimique.

Abilio FERNANDES (1936), qui a particulièrement étudié les relations entre nucléole et éléments chromatiniens chez les Narcisses, pense que ces corpuscules, sous l'action d'un fixateur trop riche en acide acétique, sont rejetés à la périphérie de l'auréole périnucléolaire mais qu'avec des fixations meilleures les corpuscules fixés au nucléole conservent des relations avec le réseau chromatique. Il importe cependant de noter ici que c'est notre fixateur le plus riche en acide acétique (le liquide de NAWASCHIN qui en contient 5 %), qui nous a fourni sur ce point les plus beaux exemples de relations entre ces différents éléments.

Les nucléoles

Quant à l'élément nucléolaire, il appelle quelques remarques. Le nombre des nucléoles est très réduit : un, deux, rarement trois, de forme généralement sphérique, cependant dans les noyaux très allongés, s'ils peuvent conserver cette forme,

ils suivent souvent celle du noyau et s'allongent (fig. 16, Pl. XX); leur chromaticité, après coloration à l'hématoxyline, varie d'un noyau à l'autre et souvent même, dans un même noyau possédant deux nucléoles, nous notons des différences très sensibles, ce qui dénoterait le rôle actif joué par les éléments du noyau, puisque leur constitution varie tellement.

Il en est de même après les colorations par le Vert-lumière. Le nucléole contribue donc au métabolisme nucléaire et ne doit pas être considéré comme un élément fixe ou un lieu d'accumulation des réserves.

Il convient de signaler certaines figures où l'on observe des nucléoles en biscuit (fig. 16, Pl. XX et fig. 1, Pl. XXI), sans qu'il soit possible d'affirmer par quel processus on arrive à ce stade, s'il s'agit de fusion ou de bipartition ; nous inclinerions à penser qu'il s'agit d'un allongement exagéré du noyau entraînant un étirement excessif du nucléole et que ce dernier, ne possédant pas la plasticité suffisante, va se scinder.

Néanmoins, chez de nombreuses espèces, nous avons pu identifier des corpuscules juxtanucléolaires. Ils sont de nature chromatinienne et il n'est pas rare de constater la présence de plusieurs de ces corps accolés au nucléole (fig. 18 et 20, Pl. XXII). Leur nombre n'est pas constant pour une espèce donnée il atteint quelquefois 5 ou 6.

Un autre moyen de les distinguer du nucléole, beaucoup moins rigoureux, mais auquel on peut accorder quelque valeur puisqu'il vient corroborer ces résultats, est celui qui consiste à examiner la chromaticité des différents éléments après fixation au liquide de Nawaschin et coloration à l'hématoxyline, on constate dans ces régions-là que les corps chromatiniens ont une belle teinte d'un noir bleuté, tandis que le nucléole est grisâtre. Autour de ce dernier, on peut voir un certain nombre de corps annexes, très colorés, en relation avec lui (fig. 14, 15, Pl. XX); ceci est facile à observer dans les cas où la fixation a fait naître une auréole périnucléolaire. Ces corpuscules juxtanucléolaires, s'ils ne suivent pas les autres éléments chromatiniens au moment de leur éloignement, conservent néanmoins très souvent des relations avec ces derniers par l'intermédiaire de fins tractus dont nous venons de noter la présence (fig. 2, 3, 7, Pl. XXI); ces derniers constitueraient les éléments d'un réseau mis en lumière par la fixation, mais

aussi en partie détruit par elle, ce qui ne permettrait pas de le voir d'une manière constante dans toute l'étendue du noyau. Les relations de ces granules avec les chromocentres étrangers aux nucléoles apparaissent encore plus nettement dans les cas où le nucléole, déplacé et transporté hors du noyau par le rasoir, entraîne avec lui, non seulement les granules accolés à lui, mais aussi plusieurs autres alignés en chapelet à sa suite ; de Mol (1928) note dans ses dessins des relations entre nucléoles et éléments chromatiniens du noyau malgré des auréoles très importantes.

Les observations vitales faites sur les nucléoles dans l'épiderme se retrouvent ici et nous rencontrons parfois au milieu du nucléole un globule clair qui fait penser à une vacuole (fig. 9, 14, Pl. XXI); nous avions d'abord songé à un artefact imputable à la fixation ou à un effet d'optique, quoique cette dernière hypothèse nous parût assez invraisemblable. Mais l'observation vitale étant venu confirmer ces remarques et, de plus, cette vacuole ou globule intranucléolaire pouvant être excentrique, nous pensons pouvoir affirmer son existence réelle, ce qui militerait encore en faveur d'une activité propre au nucléole se traduisant par des irrégularités de constitution interne. Si l'on se trouvait seulement en présence d'un réservoir, une uniformisation ne tarderait pas à s'opérer et l'on ne pourrait noter si souvent des nucléoles structurés (fig. 8, Pl. XXI). de Mol (1928) a déjà vu cette particularité chez la Jacinthe. Peut-être pourrions-nous comparer ces amas chromatiques à ceux que forme la chromatine et qui ont une disposition tellement variable sous l'effet des changements incessants dans la répartition des granules chromatiniens. Ces changements déjà observés dans la topographie des éléments chromatiniens par G. Malvesin-Fabre chez *Arum italicum* (1941), chez *Allium porrum* et *Allium ericetorum* (1945), pourraient très bien exister aussi dans le système nucléolaire.

Dans la région subterminale de la racine, nous nous trouvons encore en présence d'une structure granulo-réticulée. Les filaments du réseau qui unissent les granulations apparaissent en partie, mais d'une façon très nette. Comme précédemment quelques variations dans la taille et la densité des éléments chromatiniens sont à noter. Nous voyons ainsi chez *Iris ochroleuca*, qui possède une abondance particulière de

chromatine, des chromocentres importants que nous ne retrouvons pas ailleurs (fig. 18, Pl. XXII). Dans les autres espèces, nous ne retrouvons pas ces gros chromocentres massifs, mais il existe des formations qui y ressemblent, formées par l'accumulation en certains points de granulations chromatiniennes. On peut d'une façon générale remarquer qu'ici la chromatine se trouve à l'état moins divisé et surtout en moins grande abondance.

IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Structure du noyau

Après nos observations, nous pouvons parler d'une structure commune à toutes les espèces étudiées et à tous les organes examinés, mais empressons-nous d'ajouter que de multiples variantes sont à considérer suivant la nature de la cellule à laquelle ils appartiennent.

Cellules épidermiques

Si, en effet, la structure générale des noyaux d'Iris peut être assimilée au type granulo-réticulé, nous sommes obligé de remarquer qu'à ce type ne répondent parfaitement que les noyaux des cellules épidermiques qui peuvent s'incorporer dans la 2e catégorie de la classification établie par P. Dangeard (1947) : « noyaux réticulés possédant sur le réseau des amas chromatiques plus importants qui se détachent du reste et qui ont reçu le nom de chromocentres » catégorie où il range les noyaux d'*Allium cepa*, de *Pinus maritima*, de *Vicia Faba*, de *Zea Mays*. Nous sommes en présence d'une structure réticulée avec granulations chromatiniennes nodales, dont quelques-unes plus importantes et plus chromatiques figurent de véritables petits chromocentres. Cette structure se révèle sur le vivant et après accentuation par l'eau acétique. A l'état vital cette structure très apparente chez bon nombre d'espèces peut apparaître à peu près homogène en particulier chez *Iris ochroleuca*. Nous sommes bien en présence d'un

réseau filamenteux sur lequel se trouvent de petits amas chromatiniens bien visibles dans certains cas (*Iris pallida*). Nous ne pouvons affirmer que les anastomoses du réseau existent dans toutes les directions, quelques cas favorables nous porteraient à le penser, ils ne sont cependant pas assez nombreux pour autoriser cette affirmation. Nous préférons admettre qu'il existe, au sein du noyau, un arrangement des granules suivant un certain nombre de files individuelles et contournées qui peuvent s'anastomoser. Si nous rapprochons ces noyaux épidermiques des types que propose Mlle Delay (1944) dans son essai de classification des différents types de structures nucléaires, nous les faisons entrer dans le premier groupe des « noyaux euréticulés » auquel appartiennent le Blé et l'Oignon caractérisés par un réticulum important et dense.

Cette disposition nous a tout de même permis de noter la présence de corps importants, de nature chromatinienne, accolés à la périphérie du nucléole, au nombre de deux ou trois ; ces corps sont souvent en liaison avec l'extrémité d'une file bien apparente de granules chromatiniens.

Cellules de la coiffe

Ce type de structure se retrouve dans le petit noyau des cellules dégénérescentes de la coiffe. Leur pauvreté en chromatine thymo-nucléique, traduite par la coloration après réaction de Feulgen, nous permet de voir nettement la répartition de fins granules dans le nucléoplasme ; ils sont irrégulièrement disposés, suivant des espaces aux contours estompés où la densité accrue des grains donne l'impression de plages plus vivement colorées.

Cellules des bourgeons foliaires

Dans les jeunes feuilles externes, en cours de développement dans le bourgeon, les noyaux ont une structure granulo-réticulée se rapprochant du type précédent ; ils possèdent cependant une plus grande abondance de fins granules, et après coloration par l'hématoxyline, le fond prend une teinte brunâtre qui peut se rencontrer dans certains épidermes. La

région interne formée d'ébauches foliaires, siège d'un intense accroissement, possède des noyaux ayant un relief plus accentué ; la chromatine plus abondante et inégalement répartie se dispose suivant des régions irrégulièrement dessinées, les granules sont d'un calibre beaucoup moins homogène et des corpuscules chromatiniens fixés au nucléole sont couramment observés.

Ces trois dernières catégories de noyaux, ceux de la coiffe, des régions externe et interne des bourgeons se classent parmi les « noyaux réticulés » de la classification de Mlle Delay c'est là que sont rangés les noyaux où le réseau présente des plages fortement colorables avec des régions peu colorables.

Entre les noyaux qui répondent parfaitement à ce type tels ceux des méristèmes gemmaires et d'autre part les noyaux épidermiques qui répondent à un type un peu différent, ceux de la coiffe et du parenchyme foliaire assurent la transition.

Cellules des racines

Une autre forme de passage est offerte par les méristèmes radicaux. Dans cette région à active multiplication, les noyaux sont bien différents du type primitif envisagé. Leur structure est beaucoup plus accusée, la chromatine en grande abondance est très divisée et souvent répartie suivant des aires périphériques qui semblent envoyer des expansions en direction du nucléole central. Cette structure est à rapprocher de celle décrite par P. Dangeard chez *Arum italicum* (1945) « noyaux à chromocentres composés unis en un réticulum » qu'il range (1947) dans la 3e catégorie.

Au-dessus, dans les régions différenciées, les noyaux sont allongés comme les cellules qui les contiennent. La chromatine, en quantité bien moindre, est répartie différemment. Il arrive souvent que les granules alignés forment un réseau et qu'en certains points de ce réseau une accumulation plus grande de granules très rapprochés, fasse penser à première vue, à un chromocentre parfait. Mais après la réaction de Feulgen un examen attentif permet de constater l'existence d'amas de granules qui rappellent les chromocentres de *Bryonia dioica* décrits par P. Dangeard (1937). Dans un cas extrême,

nous avons signalé l'existence de chromocentres parfaits en masse compacte à propos d'*Iris ochroleuca.*

Nous observons donc, comme l'a mentionné P. DANGEARD (1937), une variation de structure du noyau dans une plante démontrant ainsi l'intérêt que peut présenter l'étude des différents organes.

Ces variations n'impliquent pas un changement total de type ; ils peuvent tous se rattacher au type granulo-réticulé avec des variantes. Il convient de signaler que ces différences accompagnent des changements d'activité de ces cellules. Dans les méristèmes des bourgeons et des racines, où l'anabolisme nucléaire est orienté vers la multiplication cellulaire, les noyaux sont beaucoup plus chargés en chromatine que dans les tissus déjà différenciés. L'état de division des nucléoprotéides, associé à une répartition capricieuse traduisent certainement l'état d'activité constante et de perpétuels changements métaboliques au sein du noyau. A mesure qu'on s'éloigne de ces régions on constate un début d'uniformisation du relief et une diminution de la quantité de chromatine, tandis que dans certaines espèces apparaissent des corpuscules d'une taille supérieure.

Considérations sur l'importance et la répartition de la chromatine

Après cette étude, une comparaison au point de vue de la richesse en chromatine dans les différentes espèces s'impose. *Iris sambucina* paraît en être le plus pauvre, davantage même que *Iris flavescens* qui pourtant est fort au-dessus de la moyenne. *Iris florentina*, *Iris germanica* et *Iris pallida*, plus riches, en possèdent des quantités identiques qui, dans notre étude, représentent à peu près la moyenne : à peine au-dessus d'eux, ou même à égalité avec eux, se trouvent *Iris pseudacorus*, puis *Iris foetidissima* et enfin *Iris ochroleuca.* L'appréciation de cette richesse effectuée après coloration par la méthode de FEULGEN et après hématoxyline permet de juger l'état de division de cette chromatine. Importance de la chromatine et présence des chromocentres, ces deux facteurs variant dans le même sens, permettent d'envisager un classement des différentes espèces étudiées :

1° Chromatine en quantité inférieure à la moyenne et répartie uniquement en granules : *Iris sambucina* et *Iris flavescens*.

2° Chromatine en quantité moyenne, présence accidentelle de chromocentres de grosseur variable, mais en général inférieure à ceux de la troisième catégorie : *Iris pallida*, *Iris florentina* et *Iris pseudacorus*. Nous rangeons dans cette catégorie *Iris germanica* quoique sa chromatine soit répartie uniquement en granules car cette dernière, par son importance, le rapproche de cette catégorie.

3° Chromatine en quantité importante et présence de chromocentres volumineux : *Iris fœtidissima* et surtout *Iris ochroleuca*.

Le système nucléolaire

S'il est permis d'envisager une cause biologique à la modification de structure des noyaux dans une même plante, nous pouvons de la même façon invoquer leur activité pour expliquer les transformations du système nucléolaire. Celui-ci voit son importance et sa chromaticité croître en même temps que celle de la chromatine. Dans les noyaux intermitotiques, les nucléoles sont beaucoup plus importants que dans ceux non appelés à se diviser, leur nombre est quelquefois plus grand. Leur forme, en général sphérique, nous est apparue quelquefois irrégulière, pourvue de digitations.

Dans le cas où il existe plusieurs nucléoles au sein d'un même noyau, il arrive de voir l'un d'eux beaucoup plus chromatique que les autres ce qui dénoterait une activité différente de ces divers éléments homologues.

La structure interne du nucléole nous apparaît souvent dans les noyaux non doués d'activité intense ; ceci est, en effet une condition favorable pour l'observation, la diminution de la chromatine permettant de déceler des irrégularités dans sa coloration : ainsi il apparaît des portions plus colorées que les autres. On peut aussi rencontrer des globules clairs à son intérieur et ceci est un phénomène vital, car nous avons pu déceler leur présence au cours d'observations vitales. Le nucléole paraît donc, lui aussi, ne pas être seulement une simple enclave nucléaire chargée d'accumuler des

réserves. Il semble, en outre, participer à la vie intime des noyaux puisqu'il paraît posséder une activité métabolique. Constatant l'existence de ces parties plus claires dans la masse du nucléole ARCHAMBAULT (1938) y voit la preuve qu'il s'y accomplit certaines transformations. Constamment en relations avec les granules chromatiniens, il est inclus et soutenu au milieu de la charpente chromatinienne; fréquemment, à sa surface, nous voyons des corpuscules de nature chromatinienne (Feulgen-positifs) adhérer et se trouver en relation par de fins tractus avec ceux du réseau et les autres granulations.

Au moment de la mitose le nucléole est appelé à jouer un rôle important dans l'édification des chromosomes, le passage de la substance du nucléole sur les chromosomes nous paraît pouvoir se faire sans qu'il y ait contact intime, puisque ceux qui sont éloignés et sans lien avec lui paraissent bénéficier de sa substance.

L'édification des chromosomes, indépendamment de la contribution qu'apporte le nucléole, semble se faire à partir des granules de chromatine (les chromomères) qui sont unis par un filament (le chromonéma) aucune anastomose latérale ne subsiste et ce chapelet de nodules va se raccourcir. En fin de prophase, le nucléole disparaît dans la plupart des cas, mais il peut subsister jusqu'à la télophase où il sera définitivement rejeté dans le cytoplasme. En prophase, de nombreux chromosomes sont en relation par une de leurs extrémités avec le nucléole et c'est ainsi que les résidus nucléolaires peuvent être vus en métaphase portés par un chromosome. Ce type de mitose nous paraît susceptible d'être rapproché de celui de *Pteris cretica* signalé par DE LITARDIÈRE (1921), avec cependant quelques réserves quant à la forme des chromosomes qui sont aussi longs chez *Iris* mais d'un calibre plus élevé.

Les relations étroites constatées entre le nucléole d'une part et la substance chromatinienne d'autre part, ne peuvent nous surprendre, soit qu'il s'agisse de chromosomes, soit qu'il s'agisse du réticulum chromatinien intermitotique.

Elles nous semblent naturelles étant donné le rôle attribué au nucléole par les biochimistes. Cet organite, en effet, formé de nucléo-protéides à base de ribose aurait pour fonction

essentielle d'assurer la protéosynthèse et par conséquent de fournir aux nucléoprotéides à base de désoxy d. ribose l'élément protéique nécessaire à leur élaboration.

Il est intéressant de voir les observations cytologiques apporter leur modeste confirmation à l'expérimentation biochimique.

BIBLIOGRAPHIE

ARCHAMBAULT (G.). — La mitose somatique du *Victoria regia. Rev. de Cyt. et de Cytophys.*, 1939, **3**, 142-151.

BENOIST (E.). — Recherches caryologiques sur quelques espèces du genre *Salvia. Rev. de Cyt. et de Cytophys.*, 1937, **2**, 415-439.

BERRIL (N. J.) et HUSKINS (C. L.). — The resting nucleus. *American naturalist*, 1936, 257-260.

BRACHET (J.). — Embryologie chimique. Masson et Cie, Paris, 1944.

CAMP (G. Van). — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique. *La Cellule*, 1924, **34**, 5-50.

— Le rôle d'une diastase, l'endosomase dans la division cellulaire. *Bul. Soc. Ch. biol. Fr.*, 1935, **17**, 169-179.

CHAMBERS (R.). — Etudes de microdissection. IV. *La Cellule*, 1925, **35**, 105-124.

CUNHA (G. da). — Rôle du nucléole pendant la mitose somatique. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, **105**, 810.

DANGEARD (P. A.). — Sur la structure de la cellule chez les Iris. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **175**.

DANGEARD (P.). — Sur le bourgeonnement des nucléoles observé chez le *Lathraea clandestina* et chez quelques plantes à prochromosomes. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 1627.

— Sur la structure de quelques noyaux quiescents. *C. R. Ac. Sc.*, 1935, **200**, 771-773.

— La division nucléaire somatique dans l'*Arum italicum. C. R. Ac. Sc.*, 1936, **202**, 1296.

— Recherches sur la structure du noyau chez quelques Angiospermes. *Le Botaniste*, 1937, **28**, 291-402.

— Sur la numération des chromocentres dans le noyau quiescent ou interphasique. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **206**, 1752-1754.

— Sur l'existence d'un système de fibrilles préfusoriales dans la mitose somatique du Pin maritime. *C. R. Ac. Sc.*, 1940, **211**, 657.

— Sur les changements de structure réversibles dans le noyau et le cytoplasme des cellules de *Bryonia dioica. C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, 766.

— Sur une méthode pour obtenir des changements de structure réversibles dans les noyaux. *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, 766.

— Changement de structure réversible dans un noyau du type filamenteux-réticulé (*Trandescantia*). *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, 1681.
— Recherches sur la structure des noyaux et sur l'action des fixateurs, particulièrement de l'acéto-carmin. *Le Botaniste*, 1941, **31**, 113-187.
— Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. *Le Botaniste*, 1942, **32**, 189-271.
— Cytologie végétale et cytologie générale, P. Lechevalier, Paris, 1947.

DARLINGTON (C. D.). — Recent advances in Cytology. J. et A. Churchill, Londres, 1932.

DELAY (Mlle C.). — Recherches sur le noyau des Légumineuses. *Rev. Cyt. et de Cytophys.*, 1940, **4**, 183.
— Sur la fixation des noyaux réticulés. *C. R. Soc. Biol.*, 1940, **134**, 240.
— Nouvel essai de classification des différents types de structure nucléaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1944, **219**, 76.

DELOFFRE (G.). — Recherches cytophysiologiques sur *Lupinus angustifolius*. Lille, 1939.

DOULAT (E.). — Le noyau et l'élément chromosomique chez les Spermatophytes. Grenoble, 1943.

DOUTRELIGNE (J.). — Les divers « types » de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames. *La Cellule*, 1939, **48**, 191-207.

EFTIMIU-HEIM (Mme P.). — Micronucléoles et caryocinèse chez les Cucurbitacées. *Le Botaniste*, 1937, **28**, 55-82.
— Sur la structure du noyau quiescent dans la famille des Orchidées. *C. R. Ac. Sc.*, 1941, **212**, 1096.
— Recherches sur le noyau des Orchidées. *Le Botaniste*, 1941, **31**, 65-104.

EICHHORN (A.). — Evolution nucléaire et numération chromosomique chez *Begonia Pictaviensis*. *C. R. Ac. Sc.*, 1937, **204**, 1082.
— Etude caryologique de trois espèces d'*Acacia*. *Rev. de Cytol. et de Cytophys.*, 1938, **3**, 54-62.

FERNANDES (A.). — Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. I. Les satellites des métaphases somatiques. II. Les satellites pendant la mitose. III. La nature du filament. *Bol. Soc. Brot.*, 1935, **10**, 249-277 ; 1936, **11**, 87-142 ; 1937, **12**, 139.
— La mixoploïdie chez *Narcissus reflexus* Brot. *Bol. Soc. Brot.*, 1936, **11**, 87-146.

GAVAUDAN (P.). — Sur le devenir du nucléole pendant la caryocinèse et sur ses rapports généraux avec la chromatine thymonucléique. *C. R. Ac. Sc.*, 1937, **204**, 287-289.

GEITLER (L.). — Grundriss der Cytologie. Berlin, Springer, 1934.

GÉRASSIMOVA (H.). — Fertilization in *Crepis capillaris* L. Wall. *La Cellule*, 1934, **42**, 101-148.

GUILLIERMOND (A.). — Recherches ultramicroscopiques sur les cellules végétales. *Rev. génér. de Bot.*, 1930, **42**, 129.

GUILLIERMOND (A.) et GAUTHERET (R.). — Contribution à l'étude de la structure du noyau dans les cellules végétales : noyaux à réticulum chromatique et noyaux à prochromosomes. *Rev. de Cytol. et de Cytophys.*, 1933, **2**, 354-375.

Hurel Py (Mme G.). — La réaction de Feulgen dans la cellule végétale. *Rev. de Cytol. et de Cytophys.*, 1936, **2**, 67-76.

Jungers (V.). — Figures caryocinétiques et cloisonnement du protoplasme dans l'endosperme d'*Iris*. *La Cellule*, 1931, **40**, 293-354.

Lenoir (M.). — Les nucléoles pendant la prophase de la cinèse II du sac embryonnaire du *Fritillaria imperialis* L. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **175**, 985.

Litardière (R. de). — Recherche sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. *La Cellule*, 1921, **31**, 253-473.

— Observations relatives au cycle du nucléole dans la caryocinèse somatique. *C. R. Ac. Sc.*, 1935, **200**, 341.

Malvesin-Fabre (G.). — Modifications de structure observées dans le noyau vivant chez *Arum italicum*. *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, 590.

— Contribution à la caryologie des Aracées. Bordeaux, 1945.

— Relations entre l'état de division de la chromatine et l'intensité du métabolisme cellulaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1945, **221**, 636.

Malvesin-Fabre (G.) et Séchet (J.). — Remarques caryobiologiques sur l'évolution de l'appareil nucléolaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1949, **228** 1745-1747.

Mangenot (G.). — Action de la colchicine sur les racines d'*Allium cepa*. *Act. sc. et ind.* n° 915, Hermann, Paris, 1942.

Martens (P.). — Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. I. *Paris quadrifolia* L. ; II. *Listera ovata*. *La Cellule*, 1922, **32**, 333-428 ; 1924, **36**, 127.

— La structure vitale du noyau et l'action des fixateurs. *C. R. Ac. Sc.*, 1927, **184**, 615.

— Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *La Cellule*, 1928, **38**, 69-174.

Mascré (M.). — Action de quelques fixateurs sur le noyau de la cellule végétale. *C. R. Ac. Sc.*, 1927, **185**, 1505.

Mol (W. E. de). — Nucleolar number and size in diploïd, triploïd and aneuploïd Hyacinths. *La Cellule*, 1928, **38**, 7-64.

Nebel (B. R.). — Chromosome structure. *The Botan. Rev.*, 1939, **5**, n° 11, 563-626.

Robyns (W.). — La figure achromatique sur le matériel frais, dans les divisions somatiques des Phanérogames. *La Cellule*, 1929, **39**, 85-119.

Séchet (J.). — La structure du noyau chez les Iris. *C. R. Ac. Sc.*, 1948, **227**, 564.

Simonet (M.). — Le nombre des chromosomes chez les Iris des jardins. *Iris, germanica* Hort. *C. R. Ac. Sc.*, 1928, **187**, 840.

— Etude cytologique de quelques hybrides d'Iris. *C. R. Ac. Sc.*, 1930, **191**, 1365.

— Nouvelles recherches sur le nombre des chromosomes chez les Iris et l'existence de mitoses didiploïdes dans ce genre. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, **105**, 1197.

— Nouvelles observations cytologiques chez les Iris. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, **105**.

— Recherches cytologiques et génétiques chez les Iris. Paris, 1932.

— Nouvelles recherches cytologiques et génétiques chez les Iris. Paris, 1934.

Sprumont (G.). — Chromosomes et satellites dans quelques espèces d'*Ornithogalum*. *La Cellule*, 1928, **38**, 269-292.

Yamaha (G.) et Suematsu (S.). — Beiträge zur Kenntnis pflanzlicher Nukleolen. *Sc. Rep. Tokyo-Bunrika Daigaki, Sec. B.*, 1936, **3**, 21-34.

Yu (Chih-Chen). — Sur une nouvelle technique analogue à la réaction de Feulgen et son application à l'étude de l'évolution des éléments nucléolaires et des satellites. *C. R. Ac. Sc.*, 1936, **202**, 1083.



PLANCHE XVI

Noyaux situés dans des cellules de l'épiderme interne, observation vitale.

Fig. 1 et 2. — *Iris florentina.* On remarque des alignements de granules.

Fig. 3. — *Iris germanica.*

Fig. 4. — *Iris ochroleuca.* Structure paraissant presque homogène.

Fig. 5 et 6. — *Iris pallida.* On voit des granules nettement alignés dans la figure 5.

Fig. 7. — *Iris florentina.* Noyau après accentuation à l'eau acétique à 1 %.

Fig. 8, 9 et 10. — *Iris germanica.* Accentuation par l'eau acétique à 1 %. 8, *in vivo.* 9, début de l'accentuation, 10, 3 minutes après le début de l'accentuation.

Fig. 11. — *Iris ochroleuca*, après accentuation.

Fig. 12. — *Iris ochroleuca.* Accident survenant au cours de l'accentuation.

Fig. 13. — *Iris pallida*, après accentuation, filaments réunissant les granules chromatiniens nettement visibles.

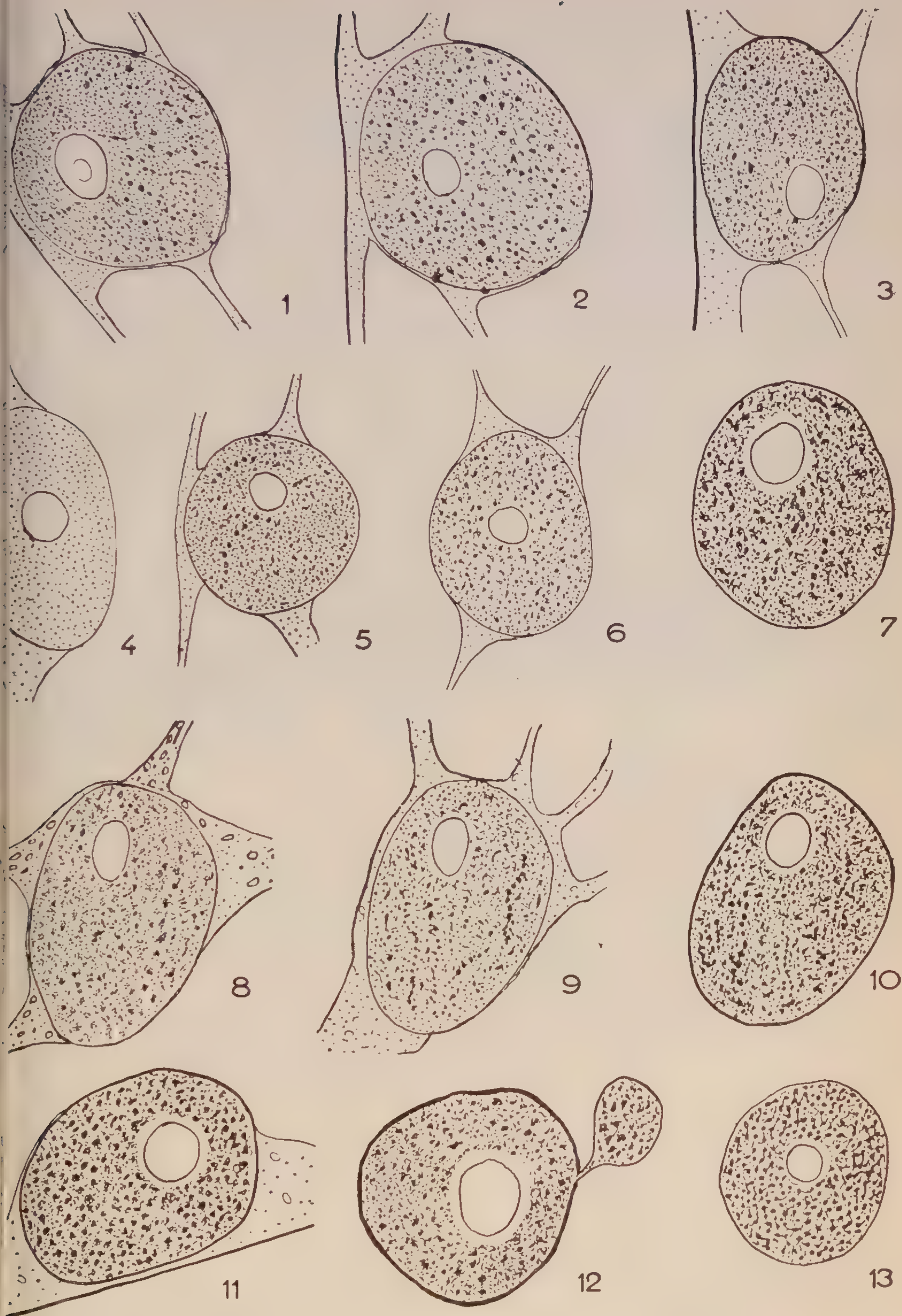

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

PLANCHE XVII

Fig. 1 et 2. — *Iris florentina.* Fixation contrôlée sur des cellules épidermiques. 1, noyau observé *in vivo.* 2, le même noyau après fixation au liquide de Nawaschin.

Fig. 3 et 4. — *Iris flavescens*, noyaux épidermiques fixés au liquide de Nawaschin et colorés par l'hématoxyline ferrique. Une légère polarisation de la chromatine peut être observée.

Fig. 5. — *Iris florentina.* Noyau de l'épiderme interne. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 6 et 7. — *Iris germanica.* Noyaux de l'épiderme interne. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 8. — *Iris ochroleuca.* Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. On voit des alignements de granules.

Fig. 9, 10 et 11. — *Iris pallida.* Noyaux de l'épiderme interne. 9, fixé au liquide de Nawaschin, 10 et 11, fixés au liquide de Bouin-Hollande, colorés à l'hématoxyline ferrique. Sur la figure 9 on remarque trois corpuscules chromatiniens fixés au nucléole. Sur la figure 11 des chapelets de chromocentres semblent être en relation avec le nucléole.

Fig. 12 et 13. — *Iris pseudacorus.* Noyaux de l'épiderme interne. 12, fixé au liquide de Nawaschin ; 13, fixé au liquide de Bouin-Hollande, colorés par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 14 et 15. — *Iris sambucina.* Noyaux de l'épiderme interne. 14, fixé au liquide de Nawaschin, 15, fixé au liquide de Bouin-Hollande, colorés par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 16. — *Iris florentina.* Noyau de l'épiderme externe. Fixé au liquide de Nawaschin et coloré par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 17. — *Iris florentina.* Noyau situé dans une assise cellulaire sous-jacente. Même technique que précédemment.

Fig. 18, 19 et 20. — *Iris germanica.* Noyaux de l'épiderme externe. 18, fixé au liquide de Bouin-Hollande. 19, fixé au liquide de Helly. 20, fixé au liquide de Nawaschin. Colorés par l'hématoxyline ferrique.

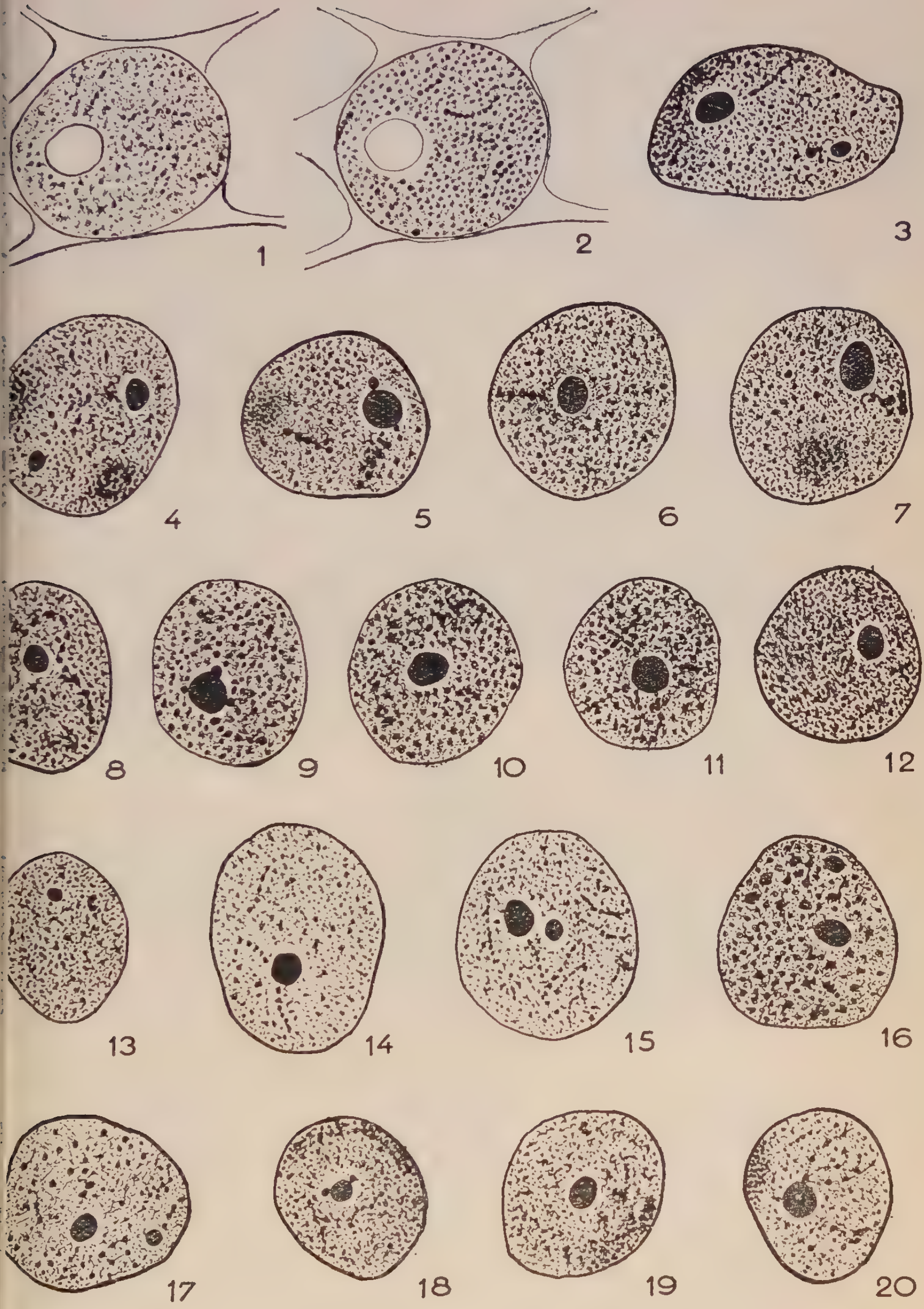

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

PLANCHE XVIII

Fig. 1. — *Iris florentina.* Noyau d'une cellule stomatique. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 2. — *Iris germanica.* Noyau d'une cellule stomatique. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 3. — *Iris ochroleuca.* Noyau d'une cellule stomatique. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 4 et 5. — *Iris pseudacorus.* Noyaux de cellules stomatiques. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 6 et 7. — *Iris flavescens.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 8 à 12. — *Iris florentina.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. Dans la figure 10 on voit un nucléole présentant une vacuole claire avec des taches plus sombres à la périphérie et des corpuscules chromatiniens fixés au nucléole et en relation avec les granulations du réseau. La figure 12 représente un noyau situé dans une grande cellule destinée à donner le métaxylème.

Fig. 13 et 14. — *Iris germanica.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 15 à 19. — *Iris ochroleuca.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. 15, noyau important dans une cellule destinée à donner le métaxylème. 17, remarquer le nucléole structuré. 18, les deux nucléoles sont différemment colorés. 19, noyau très allongé dans la zone de différenciation des tissus avec son nucléole qui semble se diviser.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
15
14
13
19
16
17
18

PLANCHE XIX

Fig. 1. — *Iris ochroleuca.* Noyau de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. Le nucléole a été déformé par la traction des éléments chromatiniens au moment de la fixation.

Fig. 2. — *Iris pallida.* Noyau de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 3 à 6. — *Iris pseudacorus.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 7 et 8. — *Iris sambucina.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 9 à 12. — *Iris ochroleuca.* Noyaux prophasiques. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. Sur les figures 9 et 10 on voit les futurs chromosomes en contact avec le nucléole qui sont plus colorés que les autres. La figure 11 (schéma 12) représente les relations entre nucléoles et futurs chromosomes.

Fig. 13 et 14. — *Iris pseudacorus.* Noyau en prophase. Fix. Nawaschin. col. hématoxyline. Schéma figure 14.

Fig. 15, 16 et 17. — *Iris ochroleuca.* Fix. Nawaschin, col. hématoxyline, 15, noyau en prophase, relations entre un chromosome et le nucléole, figurée en détail en 16. 17, quelques chromosomes prophasiques isolés.

Fig. 18. — *Iris florentina.* Noyau en fin de prophase (pro-métaphase). Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 19 à 23. — *Iris ochroleuca.* Résidus nucléolaires en métaphase. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. Schémas 21 et 23 correspondent respectivement aux figures 20 et 22.

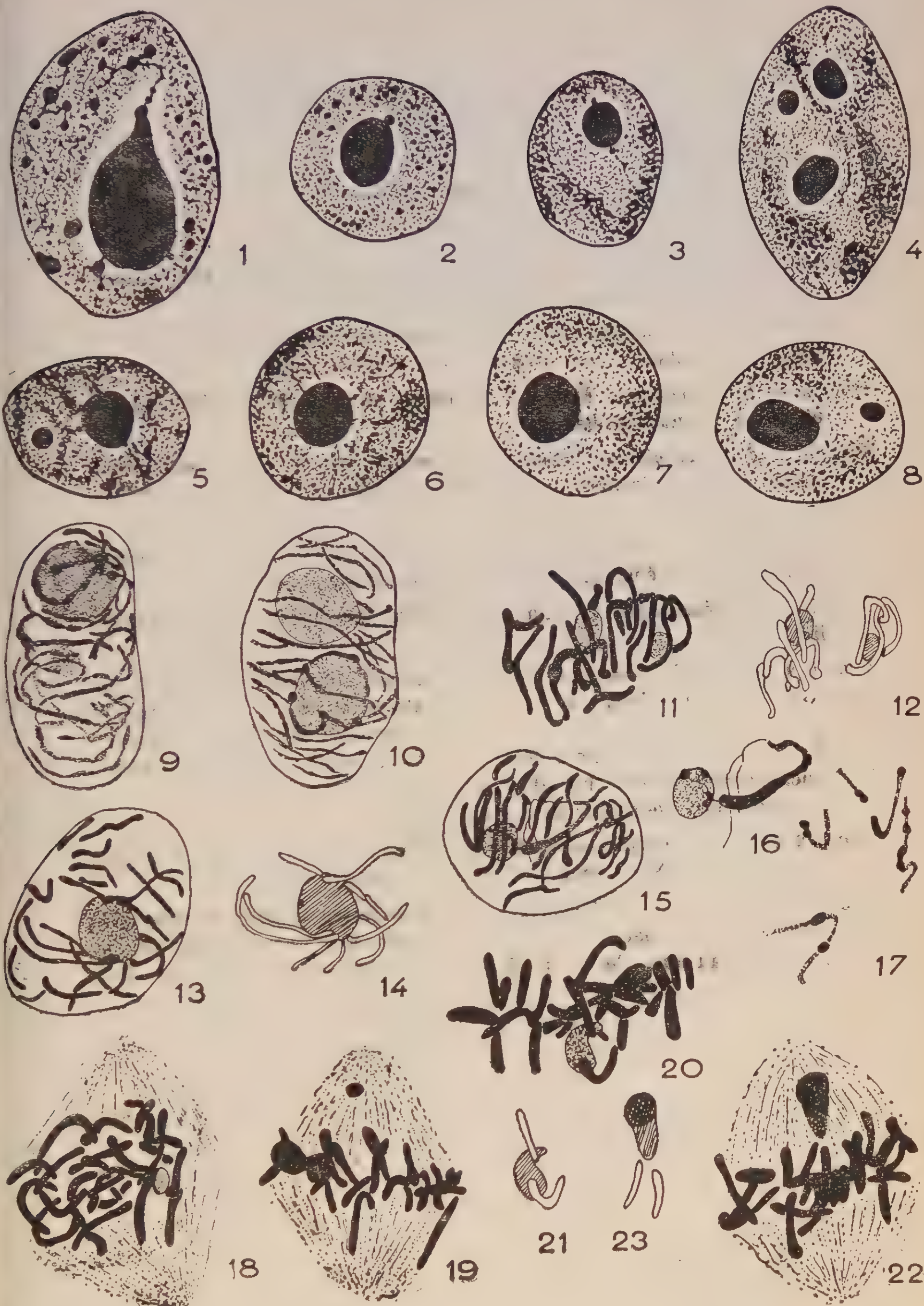

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23

PLANCHE XX

FIG. 1. — *Iris florentina.* Résidus nucléolaires en métaphase. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

FIG. 2 et 3. — *Iris ochroleuca.* Chromosomes métaphasiques porteurs de résidus nucléolaires. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

FIG. 4. — *Iris florentina.* Résidu nucléolaire en métaphase. Fix. Nawas chin, col. hématoxyline.

FIG. 5. — *Iris ochroleuca.* Plaque équatoriale vue de face avec résidus nucléolaires portés par des chromosomes. Fix. Nawaschin, col. héma toxyline.

FIG. 6. — *Iris florentina.* Début d'anaphase, un chromosome est porteur d'un résidu nucléolaire. Fix. Nawaschin, col hématoxyline.

FIG. 7. — *Iris flavescens.* Fin d'anaphase. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

FIG. 8 à 11. — *Iris ochroleuca.* Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. 8, fin d'anaphase, au niveau du phragmoplaste se trouve un résidu nucléolaire important auquel est accolé un chromosome dont l'identique vient de se libérer et chemine vers le pôle. 9, tassement polaire avec résidu nucléolaire rejeté en dehors de la masse des chromosomes. 10, 11, noyaux en post-télophase stades de déchromatinisation.

FIG. 12 et 13. — *Iris flavescens.* Noyaux de la région subterminale. 12, fix. Helly. 13, fix. Nawaschin ; colorés à l'hématoxyline.

FIG. 14, 15 et 16. — *Iris florentina.* Noyaux de la région subterminale. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. 14 et 15 des corpuscules chromatiniens sont fixés au nucléole. 16, nucléole étiré, certainement en voie de division.

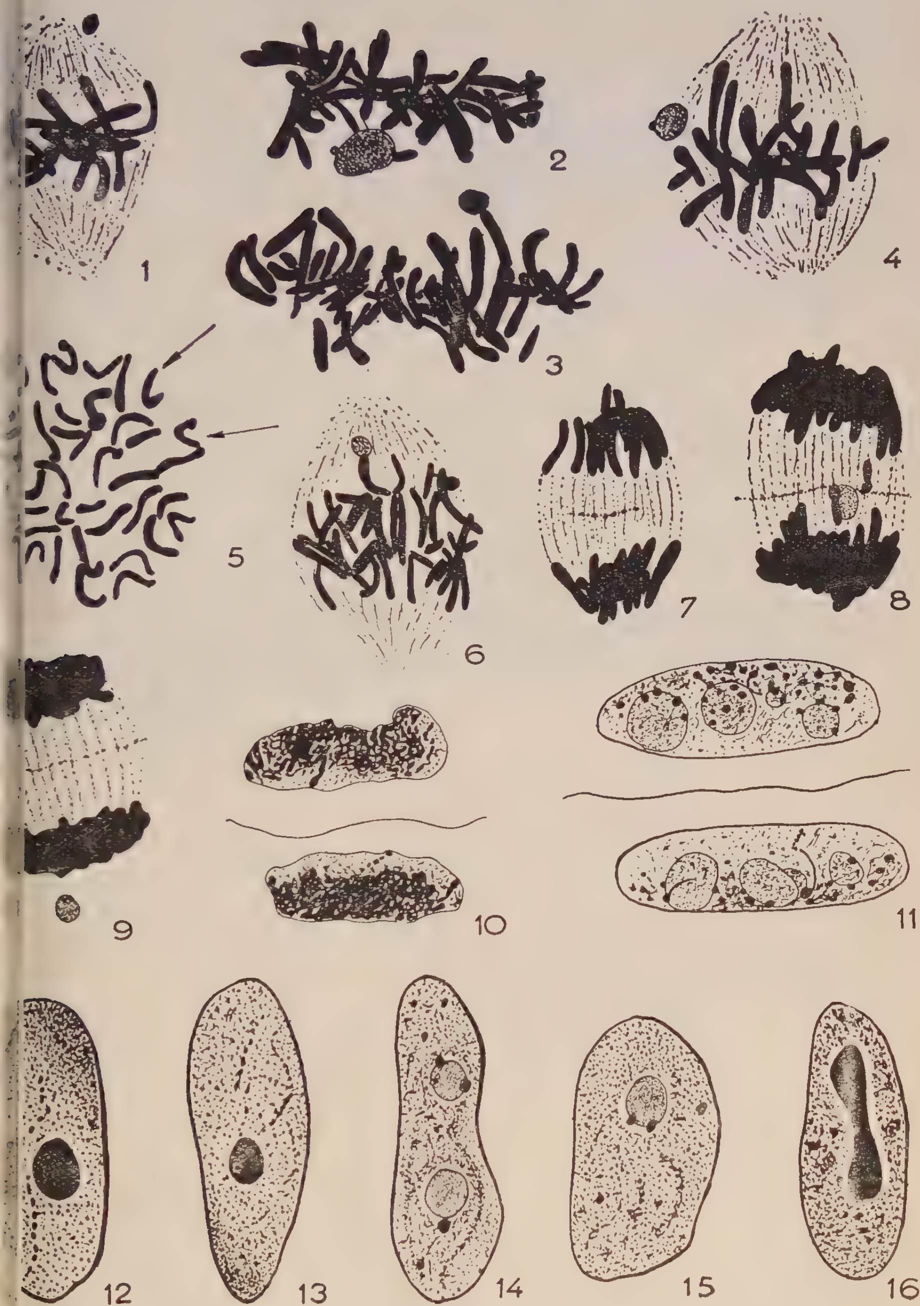

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

PLANCHE XXI

Fig. 1. — *Iris florentina.* Noyau de la région subterminale de la racine Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 2. — *Iris foetidissima.* Noyau de la région subterminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 3 et 4. — *Iris germanica.* Noyaux de la région subterminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 5 à 8. — *Iris ochroleuca.* Noyaux de la région subterminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. Dans la figure 7 on peut voir les relations des chromocentres juxtanucléolaires avec les autres chromocentres. En 8, le nucléole est nettement structuré.

Fig. 9 et 10. — *Iris pallida.* Noyaux de la région subterminale de la racine. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 11 et 12. — *Iris pseudocarus.* Noyaux de la région subterminale. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline.

Fig. 13 et 14. — *Iris sambucina.* Noyaux de la région subterminale de la racine. 13, fix. Helly. 14, fix. Nawaschin, colorés par l'hématoxyline. Remarquer la quantité moindre de chromatine dans cette espèce.

Fig. 15 à 18. — *Iris florentina.* Noyaux des bourgeons foliaires. Fix. Nawaschin, col. hématoxyline. 15 et 16, noyaux situés dans la région d'intense multiplication cellulaire. 17 et 18, noyaux situés dans le limbe de jeunes feuilles externes du bourgeon.

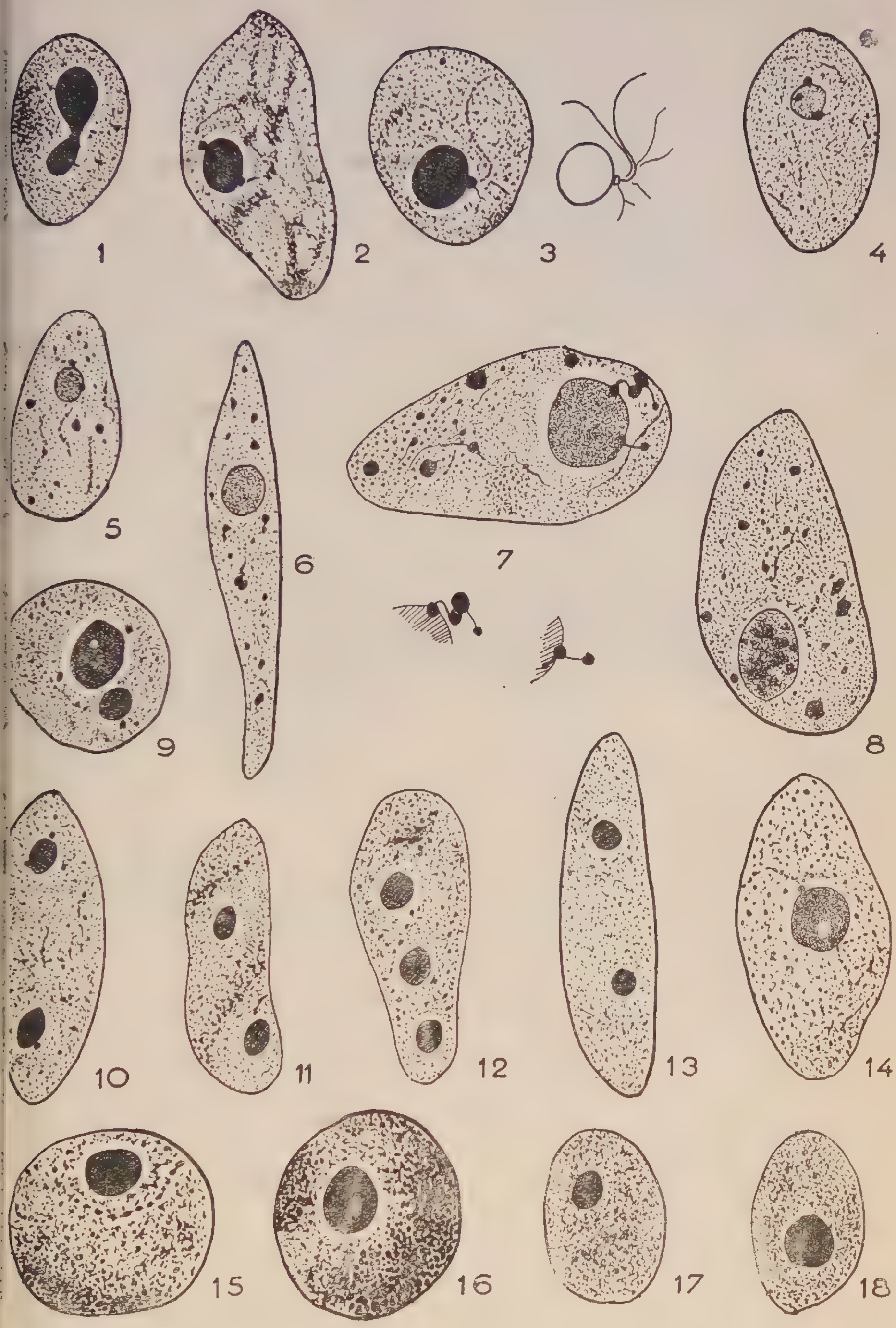

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

PLANCHE XXII

Noyaux colorés par la réaction nucléale de Feulgen.

Fig. 1. — *Iris flavescens.* Noyau de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 2 et 3. — *Iris florentina.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 4. — *Iris foetidissima.* Noyau de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 5 à 8. — *Iris germanica.* Noyaux de la région terminale de la racine 5, 6, 8, fix. Helly. 7, fix. Nawaschin. Sur la figure 8 on peut voir un nucléole déplacé par le rasoir ayant entraîné avec lui des éléments chromatiniens.

Fig. 9. — *Iris ochroleuca.* Noyau de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin. Ici présence de chromocentres importants.

Fig. 10. — *Iris pallida.* Noyau de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 11 et 12. — *Iris pseudacorus.* Noyaux de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 13. — *Iris sambucina.* Noyau de la région terminale de la racine. Fix. Nawaschin. On voit ici la pauvreté de cette espèce en chromatine.

Fig. 14. — *Iris pallida.* — Chromosomes métaphasiques. Fix. Nawaschin. Chromosomes isolés de plaques équatoriales porteurs de résidus nucléolaires colorés par le Vert-lumière.

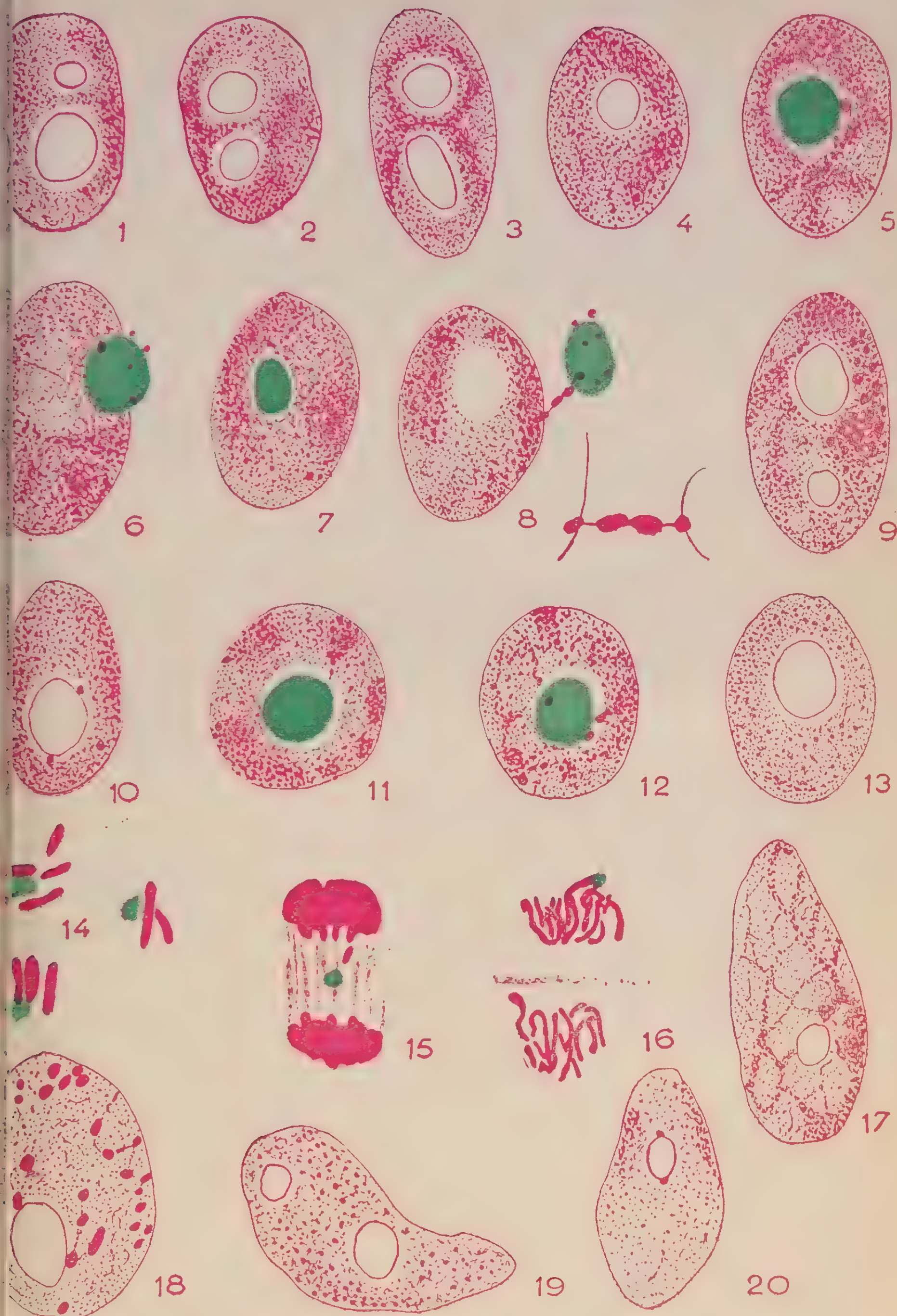
Fig. 15 et 16. — *Iris germanica.* Région terminale de la racine. Fix. Helly. 15, fin d'anaphase, un résidu nucléolaire situé dans la région équatoriale du fuseau semble retarder dans sa marche un chromosome porteur d'un satellite. 16, fin d'anaphase, un résidu nucléolaire semble rejeté hors du noyau-fils.

Fig. 17. — *Iris foetidissima.* Noyau de la région subterminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 18. — *Iris ochroleuca.* Noyau de la région subterminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 19. — *Iris pallida.* — Noyau de la région subterminale de la racine. Fix. Nawaschin.

Fig. 20. — *Iris sambucina.* Noyau de la région subterminale de la racine. Fix. Helly.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

Observations sur la résistance des radicules à des températures entre 40 et 60°

par Pierre DANGEARD

Chacun sait que la vie n'est possible qu'entre certaines limites de température, limites assez étroites pour certains organismes, beaucoup plus larges pour d'autres. Du côté des basses températures la résistance est souvent très grande ; au contraire les températures élevées, disons entre 60° et 70°, sont en général fatales à la plupart des êtres vivants en raison sans doute de la coagulation du protoplasme qui intervient dans ces conditions très rapidement. Cependant nous savons que des graines, des spores ou des kystes peuvent résister un certain temps à des températures notablement plus élevées (100° et plus). Il est bien connu également que les Bactéries et surtout leurs spores se comportent de même et que des Algues bleues vivent indéfiniment dans des sources thermales dont l'eau atteint 70° ou même plus (organismes thermophiles).

Il est bon de souligner dès maintenant au sujet des températures dites mortelles pour le protoplasme que l'indication de ces températures doit toujours être accompagnée d'une autre donnée celle du temps nécessaire pour causer la mort.

D'autre part, nous devons dire comment nous avons été amené, alors que nous sommes surtout cytologiste et morphologiste, à nous occuper de cette question des températures mortelles pour le protoplasme, question qui relève nettement de la physiologie.

Il y a quelques années étudiant les états de passage entre la vie et la mort dans les cellules des poils de Courge nous avions observé que certaines substances comme l'acide acé-

tique, employées avec ménagement, déterminaient dans le protoplasme de la cellule diverses altérations qui ne sont pas obligatoirement suivies de la mort. Ainsi certaines altérations, soit du noyau cellulaire, soit du cytoplasme, sont réparables et si l'action de l'agent nocif, en l'espèce l'acide acétique, est arrêtée à temps, la cellule reprend son activité, en même temps que sa structure redevient normale.

Les altérations que la cellule peut supporter sans que mort s'ensuive sont très nombreuses et très frappantes : le noyau, s'il était hyalin et d'apparence homogène, se déforme et prend une structure accentuée ; s'il était déjà d'apparence granuleuse sa structure devient un réseau à mailles irrégulières. Les chloroplastes se transforment en vésicules. Les mitochondries s'hypertrophient, se vésiculisent et finalement se détruisent. Enfin le cytoplasme, au lieu de rester transparent et homogène, devient partiellement granuleux ou bien, par formation en son sein de petites vacuoles, il prend un caractère spumeux ou alvéolaire. La plupart de ces altérations sont réversibles, c'est-à-dire qu'elles régressent et s'effacent peu à peu lorsque la cellule est placée de nouveau dans son milieu normal.

Ces phénomènes traduisent une des propriétés essentielles des organismes qui est la faculté de restauration et de régénération plus ou moins marquée suivant les groupes d'Animaux ou de Végétaux. Cette propriété si remarquable s'observe donc aussi à l'échelle cellulaire, ce qui est moins connu, et elle constitue un trait caractéristique du protoplasme vivant.

Jusqu'ici nous avons donné des exemples de restauration à l'intérieur de la cellule, mais il y a aussi ce qu'on peut appeler la régénération qui consiste dans une formation de nouveau d'une partie détruite. Voici comment nous avons été amenés à envisager ce phénomène à l'intérieur de la cellule.

Il existe dans une cellule différentes parties auxquelles les cytologistes ont attribué une importance variable. Certaines de ces parties sont fondamentales comme le noyau, le cytoplasme, les plastes dans la cellule végétale, les mitochondries. On oppose ces éléments essentiels à d'autres qui ont seulement une existence temporaire, apparaissant et disparaissant suivant les conditions du métabolisme, comme le font des gouttelettes d'huile ou des grains d'amidon. Ces derniers

rentrent dans ce qu'on appelle le *paraplasme*. Les éléments fondamentaux comme le noyau, les plastes, sont doués de *continuité génétique*, c'est-à-dire qu'ils proviennent toujours d'éléments préexistants par division : ainsi le noyau se multiplie par la caryocinèse et les plastes se divisent par un procédé simple de bipartition par étranglement. Beaucoup d'auteurs pensent que les mitochondries, voire même l'appareil de Golgi, rentrent également dans cette catégorie des éléments doués de continuité génétique.

Ces idées sur l'importance diverse et le rôle des différents constituants cellulaires n'ont acquis droit de cité que progressivement. Les premiers cytologistes croyaient, en effet, que des noyaux cellulaires pouvaient se différencier directement au sein du protoplasme vivant par une sorte de phénomène de condensation. Une telle conception ne pouvait pas tenir évidemment devant les progrès de la technique et des observations.

Une méthode qui a été souvent employée pour apprécier le rôle et l'importance d'un constituant cellulaire consiste à priver la cellule de cet élément et à suivre la destinée de la cellule ainsi simplifiée. Or, avec le noyau, les cytologistes ont constaté qu'en son absence la cellule pouvait vivre un certain temps, mais sans se nourrir et sans s'accroître et que la mort d'un protoplasme privé de noyau survenait, en général assez vite : en aucun cas le noyau n'est régénéré. Nous faisons allusion ici aux célèbres expériences dites de *mérotomie* et nous ne pouvons manquer de rappeler ici la méthode dite de *nucléophagie*.

Il ne semble pas que le procédé de mérotomie soit applicable à d'autres éléments cellulaires comme les plastes ou les mitochondries en raison de la petite taille de ces éléments et de leur grand nombre dans la plupart des cellules. On a bien essayé de priver les cellules de leurs éléments figurés au moyen de la centrifugation et on a montré que le cytoplasme fondamental ou hyaloplasme pouvait continuer à vivre en l'absence des granulations diverses qu'il renferme habituellement. Mais ces travaux n'ont rien résolu en ce qui concerne particulièrement le chondriome.

Or, en étudiant les altérations provoquées dans la cellule par l'acide acétique dilué nous avons constaté que le chon-

driome pouvait être détruit de cette façon à peu près complètement dans une cellule capable de survivre. Ainsi nous avions une méthode permettant d'éliminer plus ou moins complètement un constituant cellulaire, le chondriome, de façon à étudier son rôle et la possibilité de sa régénération. Les résultats obtenus montrent, sans aucun doute, que le chondriome après avoir été détruit se rétablit dans la cellule apparemment par néoformation au sein du cytoplasme.

Le chondriome, qui est une formation constante des cellules végétales comme des cellules animales, a été considéré jusqu'à présent par la majorité des cytologistes comme tirant son origine seulement à partir d'éléments préexistants. Cependant un certain nombre d'auteurs, surtout pour la cellule animale, ont admis la possibilité de la formation des chondriosomes *de novo* au sein du cytoplasme. Nos recherches viennent appuyer cette manière de voir en ce qui concerne la cellule végétale. Nous ne pouvons pas affirmer bien entendu que les mitochondries prennent naissance *de novo* dans les conditions naturelles, mais nous disons que les mitochondries peuvent réapparaître dans un cytoplasme privé expérimentalement de son chondriome, ce qui manifeste la propriété du cytoplasme de régénérer les mitochondries aux dépens de sa propre substance fondamentale. Il n'est pas interdit d'ailleurs de supposer que les mitochondries peuvent, à la fois se multiplier par division comme cela a été constaté et aussi se former directement dans le cytoplasme dans certains cas et particulièrement dans les méristèmes.

La destruction du chondriome au sein du cytoplasme peut être obtenue comme nous venons de le dire en traitant les cellules par de l'acide acétique dilué. Elle peut être obtenue également, comme divers auteurs l'ont signalé, en soumettant les cellules à des températures élevées, mais à ce sujet les données apportées par divers cytologistes ne sont pas concordantes. C'est ainsi que Policard et Mangenot ont indiqué que la destruction des mitochondries avait lieu d'une manière assez précise entre 48° et 50° : il y aurait là une sorte de température de fusion et les mitochondries disparaîtraient dans ces conditions sans se vésiculiser au préalable. A vrai dire, cette température serait un peu variable, suivant les objets et toutes les mitochondries dans une même cellule

n'auraient pas la même sensibilité. Ces auteurs ont suivi la disparition des mitochondries sous l'influence de la chaleur soit par la méthode vitale et par observation directe sur platine chauffante, soit par la méthode des fixations suivies de colorations de cellules laissées dix minutes dans une étuve à température stable.

Cependant, l'idée que les chondriosomes seraient très sensibles aux températures élevées a été contestée dans les travaux ultérieurs de Famin que Guilliermond, Mangenot et Plantefol (1933, p. 77) résument ainsi dans leur *Traité de Cytologie* : « Les chondriosomes deviennent beaucoup moins visibles à une certaine température (45° 50°), par suite d'une modification de viscosité du cytoplasme. En même temps, il subissent des altérations (fragmentation des chondriocontes en boules et vésiculisation). Leur étude après fixation montre que leur chromaticité a diminué. Mais, ces éléments persistent jusqu'à la température où se produit la coagulation du protoplasme, c'est-à-dire jusqu'à environ 60-70°, pour les cellules des Phanérogames et 58° pour le *Saprolegnia* ».

Dans des recherches actuellement en cours nous nous sommes placé à un point de vue différent de celui des auteurs précédents. Notre but, comme nous l'avions fait pour l'acide acétique, était d'obtenir des températures et des temps d'action tels que les tissus ou les cellules soient amenés au seuil de la nécrose. Nous avons donc cherché à obtenir par l'action des températures élevées des altérations aussi marquées que possible tout en laissant au protoplasme la faculté de survivre. Nous désirions, en effet, savoir jusqu'où peut aller la désorganisation provoquée par la chaleur sans entraîner la mort : autrement dit, il s'agissait d'évaluer la faculté de restauration cellulaire dans les conditions pathologiques causées par l'action d'une température élevée s'exerçant pendant un temps donné. Nous soulignerons que dans des recherches de ce genre le coefficient temps doit toujours entrer en ligne de compte. A 60°, il est vrai, et au-dessus, nos observations montrent que le protoplasme de cellules actives normalement hydratées, est tué à peu près instantanément. Il n'en est pas de même si l'on opère au voisinage de 50° et au-dessous. Certains tissus sont tués rapidement d'autres résistent plus ou moins longtemps. Le facteur temps devient essentiel.

Il n'est donc pas possible de dire que le chondriome d'une cellule est détruit à telle ou telle température, comme l'indiquent certains auteurs, sans faire intervenir le temps d'action. Il en est de même pour la mort du protoplasme et d'ailleurs, il n'est pas exact de dire que la mort du protoplasme coïncide avec sa coagulation laquelle pourrait correspondre à une température de 60-70° pour les Phanérogames. La mort du protoplasme normalement hydraté survient bien plus tôt, au moins, si nous en jugeons par les expériences que nous avons faites jusqu'ici sur les radicules de diverses Phanérogames. Ainsi dans un certain nombre de plantes une température de 45 à 50° est fatale aux radicules pour des durées d'action qui atteignent tout au plus quelques minutes. Il ne semble pas que ces températures produisent la coagulation du protoplasme et d'ailleurs l'examen cytologique ne montre pas le cytoplasme coagulé. Il faut donc chercher autre chose. Quant au chondriome de la cellule il peut être détruit par des températures plus ou moins élevées à condition d'assortir ces températures d'un temps d'action suffisant.

Lorsqu'on étudie l'action de températures élevées sur les radicules il apparaît un phénomène maintes fois signalé qui consiste dans l'abolition momentanée de l'activité vitale, abolition qui se montre réversible. De Candolle il y a longtemps (1806) semble avoir été le premier à faire état de cette réaction de la plante à propos du *Mimosa pudica*. La Sensitive, en effet, soumise à une température de 37° pendant 11 h., devient inexcitable et elle ne recouvre sa sensibilité qu'après 2 ou 3 jours de séjour à la température de 20°. Or des radicules soumises à une température au voisinage du seuil de la nécrose peuvent demeurer en bon état pendant quelque temps, mais sans subir aucun allongement : leur point de végétation est frappé d'arrêt de croissance ; cet état cependant est réversible et au bout de plusieurs jours parfois la croissance peut reprendre normalement. Il n'est pas facile de savoir à quoi est due cette inhibition du méristème apical ; cependant il semble probable que certaines destructions jouent un rôle parmi lesquelles peut-être la destruction du chondriome. D'autre part, il est facile de constater qu'à certaines températures diverses cellules se nécrosent parmi les autres restées vivantes et cela peut entraîner sans doute des troubles dans l'ensemble de la radicule.

Le but principal de nos recherches sur l'action de la chaleur concernait le chondriome. Sur ce point nous avons obtenu un résultat positif : le chondriome peut être détruit dans les méristèmes radiculaires sans laisser de résidus reconnaissables et suivant toute apparence dans des cellules encore vivantes (3). Il restera à poursuivre cette étude en vue de s'assurer si le chondriome après sa destruction à certaines températures peut être reformé à l'intérieur des cellules lorsque celles-ci sont remplacées à la température ordinaire.

BIBLIOGRAPHIE

1. DANGEARD (P.). — Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. *Le Botaniste*, 1942, **31**, 189-270.
2. — Observations sur la résistance des radicules de diverses plantes à des températures entre 40° et 60°. *C. R. Ac. Sc.*, 1951, **232**, 913-915.
3. — Observations sur la destruction du chondriome par la chaleur. *Ibid.*, 1276-1276.
4. FAMIN (A.). — Thèse Paris, 1933, p. 1-202.
5. POLICARD (A.) et MANGENOT (G.). — Action de la température sur le chondriome cellulaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **174**, 645.

Les espèces de *Fucus* et leur variabilité

par Pierre DANGEARD

Les *Fucus* sont de grandes algues brunes appartenant à la famille des Fucacées et dont il existe d'assez nombreuses espèces sur les côtes atlantiques françaises. Vivant en général à un niveau bien déterminé les *Fucus* sont utilisés pour définir des étages de végétation sur les côtes à marées dans la zone intercotidale. Les trois espèces de *Fucus* les plus communes sur nos côtes servent ainsi à distinguer trois niveaux qui sont en allant du niveau le plus élevé au niveau le plus bas : la zone à *F. platycarpus* Thuret, la zone à *F. vesiculosus* L., la zone à *F. serratus* L.

Il existe encore sur nos côtes quelques autres espèces moins répandues parce qu'elles sont liées à un habitat particulier : telles sont les *F. ceranoides* qui se rencontrent dans les eaux saumâtres et particulièrement à l'embouchure des rivières marines. Ce *Fucus* a une répartition géographique étendue puisqu'on le signale d'Ambleteuse à Hendaye et il remonte le long des cours d'eau jusqu'à une distance assez grande de leur embouchure : ainsi il est abondant sur les quais de l'Odet à Quimper et sur les quais de l'Adour à Bayonne.

Un autre *Fucus* d'un habitat spécial est le *F. lutarius*. Découvert aux îles Chausey par Chauvin qui le distribua dans ses algues de Normandie il a été signalé, en outre, à Térrénès près de Roscoff, à Bréhat, au Croisic et dans le bassin d'Arcachon. Nous l'avons récolté, entres autres, près du Cap Coz dans la baie de Concarneau. Ce *Fucus*, contrairement aux autres espèces, est dépourvu de base de fixation et il vit dans les endroits occupés par de la vase ou de l'argile molle à l'intérieur des baies abritées. C'est donc un *Fucus* vasicole, non fixé sur un support solide. On pourrait rapprocher du *F. luta-*

rius, au point de vue de l'habitat tout au moins, le *F. balticus* récolté dans la rade de Brest par les frères CROUAN, qui n'a pas été retrouvé ni étudié depuis et dont la station peut être considérée sans doute comme disparue.

Le *Fucus ceranoides* et surtout le *F. lutarius*, ont été parfois considérés, non comme des espèces autonomes, mais comme des variétés rattachées aux espèces principales et tirant leur origine d'une adaptation à un milieu spécial. C'est ainsi que pour beaucoup d'auteurs le *F. lutarius* se rattacherait au *F. vesiculosus* comme une variété *lutarius* CHAUVIN. C'est l'opinion adoptée par G. HAMEL dans ses Phéophycées de France.

Il existe enfin sur nos côtes un dernier groupe de *Fucus* : il correspond à deux espèces extrêmement localisées. L'une d'entre elles est le *Fucus dichotomus* découvert et décrit par SAUVAGEAU dans le bassin d'Arcachon fixé sur des brandes entourant des parcs huîtriers au Cap Ferret. L'autre est un *Fucus* de très petite taille nommé *F. Chaloni* par J. FELDMANN et qui a été découvert par le botaniste belge J. CHALON près d'Hendaye sur les rochers d'Andagoria.

Le *F. dichotomus* avait été signalé par SAUVAGEAU comme étant en voie de disparition dans sa station du Cap Ferret. Effectivement nous l'avions recherché vainement dans cette région avant-guerre. Récemment, il a été retrouvé par M. PARRIAUD dans le bassin d'Arcachon à l'île aux Oiseaux et à Gujan. C'est une espèce endémique du bassin d'Arcachon.

Le *F. Chaloni* avait été considéré autrefois comme une simple variété ou forme du *F. platycarpus*, assimilable à la variété *limitaneus* de Montagne décrite aux îles Canaries. En réalité, il s'agit d'une espèce très bien caractérisée. Elle vit en particulier dans une baie qui entaille la falaise d'Andagoria près des rochers des Deux Jumeaux.

Ainsi les espèces de *Fucus* des côtes françaises peuvent être divisées en trois groupes en se plaçant au point de vue de leur répartition : les espèces à large distribution formant zone sur les côtes à marées, les espèces liées à un habitat particulier, les espèces très localisées sans que ce fait soit visiblement en rapport avec un milieu spécial.

Après avoir fait connaissance avec ces espèces voyons dans quelle mesure elles peuvent être réputées variables.

Le *F. platycarpus* présente deux variétés notables différant

par la ramification et la forme des réceptacles : l'une qui correspond au type distingué par THURET et figuré dans une des planches des Etudes phycologiques ; l'autre à fronde flabellée et dichotome, à fronde tortillée, à réceptacles petits, globuleux et marginés a été considérée comme le type de l'espèce par les auteurs nordiques sous le nom de *F. spiralis* L. Si l'on admet cette terminologie on doit dire *F. spiralis* L. avec les variétés ou formes a) *typicus*, b) *platycarpus*.

Enfin, sur les côtes battues, le *F. platycarpus* se présente sous une forme réduite désignée sous le nom de var. *limitaneus*.

Le *F. vesiculosus* est l'espèce qui présente la plus grande variabilité. Dans une même localité il n'est pas rare de trouver des formes très différentes les unes des autres par la largeur de la fronde, l'abondance des aérocystes, la ramification, la forme et la disposition des réceptacles. L'algologue C. AGARDH dans son *Species* admet 14 variétés du *F. vesiculosus* et le botaniste KICKX distinguait 27 variétés rien que sur le littoral belge.

Les auteurs ne sont pas d'accord sur les variétés du *F. vesiculosus* : certaines ne sont évidemment que des formes stationnelles plutôt que de véritables variétés ; en outre, on a incorporé d'antres espèces de *Fucus* parmi les variétés du *F. vesiculosus*.

Nous citerons quelques-unes de ces variétés parmi les plus connues : la variété *laterifructus*, la var. *sphaerocarpus*, les var. *divaricatus* et *angustifolius*, la var. *axillaris*. Cette dernière variété a été souvent considérée comme espèce distincte sous le nom de *F. axillaris*. On notera aussi que le *F. lutarius* dont nous avons parlé est considéré par certains auteurs comme une var. *lutarius* du *F. vesiculosus*.

Enfin, mentionnons la variété ou la forme dite *evesiculosus* du *Fucus vesiculosus* qui se distingue par l'absence de vésicules. D'après l'opinion commune des algologues les formes evesiculifères du *F. vesiculosus* seraient liés à un habitat sur des côtes battues, là où le *F. vesiculosus* normal disparaît. Cette manière de voir nous semble parfaitement résumée par G. HAMEL dans ses Phéophycées de France où il écrit : « Le nombre des vésicules dépend de l'endroit où croît la plante : les individus des stations calmes sont remarquables par l'abon-

dance des vésicules, serrées, presque adjacentes ; au contraire, sur les rochers très battus vivent des individus d'assez petite taille, rabougris, noirâtres, dépourvus de toute vésicule, qu'on désigne souvent sous le nom de *f. evesiculosus* ». G. HAMEL renvoie le lecteur à une photo de R. LAMI parue dans la *Revue Algol.*, t. V, Pl. 15 et qui représente le *Fucus vesiculosus* f. *evesiculosus* de l'île Cézembre près de Saint-Malo.

Les quelques lignes que nous venons de citer concernant les formes evesiculifères du *F. vesiculosus* nous renseignent assez mal; d'autre part, elles ne semblent accorder à ces formes que la valeur de *morphoses* assez mal caractérisées. SAUVAGEAU dans ses études sur les *Fucus* n'a fait que mentionner les formes des côtes battues de *F. vesiculosus*, sans y insister car il n'en avait pas fait d'étude particulière. Il dit simplement que les algologues ont reconnu l'existence, à diverses reprises, de *Fucus vesiculosus* dépourvus de vésicules. La constatation de telles formes est, sans nul doute, très ancienne, mais, d'après SAUVAGEAN, la désignation plus précisément d'une variété *evesiculosus* serait due à COTTON en 1912. Avant lui H. JONSSON (1903) avait distingué en Islande une forme *evesiculosus* du *F. vesiculosus*. Dans l'article récent sur les Fucus des côtes de France paru dans la *Revue Scientifique* (1944) Ad. DAVY DE VIRVILLE mentionne la var. *evesiculosus* créée par COTTON sans insister sur ses caractères distinctifs sinon pour signaler que « ses frondes noirâtres, au lieu d'être molles et pendantes sur les rochers, deviennent rigides, au point de rester dressées plus ou moins verticalement après émersion dans l'air » (p. 426).

Ainsi qu'on vient de le voir les formes non vésiculifères du *Fucus vesiculosus* n'ont pas fait l'objet, au moins sur les côtes françaises, de descriptions un peu détaillées ; en particulier, leur mode de fructification n'a pas été mentionné ce qui constitue une lacune assez grave. Ayant eu l'occasion autrefois de récolter de tels *Fucus*, entre autres à Quiberon sur la « côte sauvage » et à l'île d'Yeu sur des rochers très battus par la mer, nous ne croyons pas inutile de préciser quelque peu les caractères de ces *Fucus*.

A Quiberon, la côte de la presqu'île orientée vers l'ouest est formée de falaises rocheuses assez peu élevées, mais très exposées à la mer ouverte. Sur ces falaises, au-dessus de la

zone des Laminaires, s'observe un niveau à *Fucus vesiculosus evesiculosus* dont les pieds, généralement clairsemés, sont fixés sur le rocher par une base particulièrement épaisse et robuste. Au point de vue morphologique le caractère le plus frappant de ce Fucus, à première vue, est sa ramification régulièrement dichotome et dans un même plan. Aussi l'avions-nous désigné dans nos carnets de notes sous le nom de *Fucus palmatus*. La fronde du *F. palmatus*, lorsqu'elle est âgée, se



Fig. 2. — *Fucus vesiculosus v. palmatus* récolté à Quiberon le 2 octobre 1925. × 0,5.

montre, à la base, réduite à sa nervure et les parties marginales aplaties du thalle sont représentées uniquement dans la région supérieure qui est la plus jeune et où la fronde est néanmoins très étroite (quelques millimètres seulement de largeur). Il est certain que ce *Fucus* est vivace et que, à mesure qu'il s'accroît, les parties marginales du thalle se détruisent et disparaissent vers la base ne laissant plus aucune trace de leur présence ; seules les régions terminales jeunes, en voie de développement, telles qu'on peut les observer au début de l'hiver montrent une fronde nerviée normale bien que très étroite et presque linéaire. A mesure qu'on se rapproche de la

base de fixation, la fronde, réduite à la nervure, devient cylindrique et de plus en plus épaisse assurant à la plante une sorte de stipe ramifié assez rigide. On s'explique ainsi le port, en partie dressé, de ce *Fucus* au moment de l'émersion contrairement à ce qui se passe pour les *F. vesiculosus* ordinaires qui s'affaissent sur le support à marée basse.

Le *Fucus palmatus* de Quiberon fructifie abondamment vers la fin de l'hiver et au printemps et les réceptacles très allongés, cylindriques et linéaires, occupent alors toutes les parties terminales de la fronde qui constituaient auparavant à l'automne ou au début de l'hiver les régions jeunes en voie de croissance et de développement actif. Les réceptacles du *Fucus palmatus* cylindriques et linéaires allongés et parfois bifurqués ont 2-3 mm. de largeur sur 20-30 mm. de longueur. On peut les comparer, dans une certaine mesure, à ceux que l'algologue danois Borgesen a signalé aux Feroëe chez de nombreux individus de *F. vesiculosus* privés d'aérocystes « si leurs longs réceptacles presque lancéolés n'étaient unisexués, on pourrait, dit-il, les confondre avec le *F. inflatus* ». Chez le *F. palmatus* de Quiberon les réceptacles sont, non pas lancéolés, mais nettement cylindriques allongés ; d'autre part, ils sont unisexués comme chez le *F. vesiculosus*.

L'existence de réceptacles à forme bien particulière chez le *F. vesiculosus evesiculosus* de Quiberon donne à ce *Fucus*, en plus des caractères morphologiques purement végétatifs, une allure bien spéciale. Nous ne pensons pas cependant qu'on puisse se baser sur ce caractère plus que sur d'autres pour conclure à une différence d'ordre spécifique. Lorsqu'on examine des *Fucus vesiculosus* vivant sur des rochers plus abrités de Quiberon il n'est pas difficile de trouver des individus intermédiaires entre les *vesiculosus* pourvus d'aérocystes des stations calmes et les *evesiculosus* les mieux caractérisés des rochers battus. Or ces plantes, intermédiaires pour ce qui est de leur thalle, ont parfois des réceptacles allongés, atténués en pointe à l'extrémité, et qui constituent des états de transition entre les réceptacles typiques des *vesiculosus* et ceux de la forme *evesiculosus*. Par conséquent, aussi bien en ce qui concerne l'appareil végétatif, que pour les fructifications nous voyons toutes sortes d'intermédiaires exister entre les *Fucus vesiculosus* typiques et les formes de rochers battus, dépour-

vues de vésicules, même les plus différenciées à tous les points de vue comme c'est le cas du *Fucus « palmatus »* de Quiberon.

Nous sommes donc avec ce *Fucus evesiculosus* de Quiberon en présence d'une modification morphologique considérable sous l'influence du milieu (en l'espèce l'action des vagues dans le mode battu caractérisant une *côte sauvage*) donc d'une morphose ou comme l'on dit encore d'un accommodat. C'est bien



FIG. 3. — *Fucus vesiculosus* f. *evesiculosus* récolté à l'île d'Yeu le 18 juin 1939. × 0,5.

l'idée que les algologues se faisaient du *Fucus vesiculosus evesiculosus*, mais nous avons montré que les modifications entraînées par l'habitat étaient dans ce *Fucus* particulièrement importantes. Elles pourraient justifier la création d'une variété *palmatus* du *F. vesiculosus*.

Au cours de l'année 1939 nous avons eu l'occasion de visiter l'île d'Yeu et nous y avons récolté un *Fucus vesiculosus evesiculosus* qui présente beaucoup d'analogie avec celui de Quiberon : les réceptacles, en particulier, sont cylindriques et linéaires, très allongés souvent, avec comme dimensions, 3 mm. de large en moyenne sur 30 à 40 mm. de long ; d'autre part,

on y observe la réduction progressive du thalle à la région nerviée médiane particulièrement à la base et les parties marginales de la fronde, lorsqu'elles existent, sont toujours très étroites. Les frondes de ces *Fucus* sans vésicules ont une base robuste solidement fixée sur les rochers à Balanes et qui produit de nombreuses repousses : celles-ci sont à thalle nettement plus large. La disparition des parties marginales de la fronde semble donc être une conséquence de l'âge et on peut penser qu'elle est due à l'action mécanique des vagues. Cependant, malgré les rapports étroits qui semblent exister entre le *Fucus* sans vésicules des falaises de l'île d'Yeu et celui de Quiberon, une différence existe dans le mode de ramification et le *Fucus* de l'île d'Yeu ne possède pas le type, « *palmatus* » avec ramification dans un plan, si remarquable dans la plupart des *Fucus* de Quiberon.

Le *Fucus serratus* est une espèce relativement peu variable. On en a bien décrit plusieurs variétés, mais aucune ne possède une importance notable. Les variations portent surtout sur la largeur de la fronde et sur la forme des réceptacles. On peut supposer l'influence d'une hybridation pour expliquer certaines formes à caractères intermédiaires entre le *F. vesiculosus* et le *F. serratus*.

Le *F. ceranoides* n'est pas non plus une espèce aux variétés multiples. Sans doute ses caractères semblent moins tranchés lorsqu'on le récolte dans la zone où vivent les espèces marines, comme le *F. vesiculosus* et le *F. platycarpus*. Là encore l'hybridation peut expliquer sans doute certaines formes à caractères intermédiaires entre ces divers *Fucus*.

Parmi les *Fucus* liés à un habitat particulier le *Fucus lutarius* semble un des plus variable. La variation porte surtout sur l'absence ou la présence d'aérocystes et sur la fructification. Le *Fucus lutarius* récolté par Chauvin aux îles Chausey était stérile, à frondes spiralées, étroites, dépourvues de vésicules. Or, ce *Fucus* se montre parfois vésiculifère et des vésicules ont été signalées, généralement à l'état de raretés, chez des exemplaires récoltés aux îles Chausey, à Terrénès près de Roscoff et à l'île de Bréhat par des auteurs comme de Beauchamp, R. Lami, Chemin. La présence d'aérocystes est d'après R. Lami, un caractère accidentel, mais qui mérite cependant de figurer dans la diagnose du *F. lutarius*.

En ce qui concerne la fructification les auteurs s'accordent pour reconnaître que le *F. lutarius* est généralement stérile et que la présence de réceptacles est une rareté. Cependant SAUVAGEAU a signalé la découverte de quelques pieds fructifiés dans la station de l'île aux Oiseaux dans le bassin d'Arcachon et la présence assez fréquente de réceptacles uniquement femelles sur la rive Sud du bassin à Gujan ; en outre, dans cette station, les réceptacles ne renferment jamais d'oogones complètement achevés et SAUVAGEAU pense que la reproduction sexuée de ce *Fucus* n'a pas lieu et qu'il y aurait apogamie. On sait d'ailleurs que le *F. lutarius* a la faculté de produire sur sa fronde envasée de nombreuses repousses de sorte que la multiplication par voie végétative de ce *Fucus* est particulièrement active en l'absence d'une reproduction sexuée déficiente. Cependant, à Bréhat, R. LAMI a décrit des individus bien fructifiés, mâles et femelles, de *F. lutarius* et il estime que ce *Fucus* peut se reproduire sexuellement. En certains points il a observé des quantités de jeunes plantes qu'il a considérées comme des plantules de *F. lutarius* nées aux dépens d'oosphères fécondées.

Dans le bassin d'Arcachon dernièrement, à l'île aux Oiseaux, M. PARRIAUD a recueilli des *Fucus lutarius* fructifiés dont les conceptacles du type mâle, ne possèdaient pas d'anthéridies fonctionnelles : au printemps, au moment où l'on peut trouver des pieds de ce *Fucus* pourvus de réceptacles de belle taille et apparemment mûrs, les anthéridies ne renferment qu'un ou deux noyaux et l'évolution de ces anthéridies s'arrête à ce stade de sorte qu'elles peuvent être qualifiées d'abortives. Les pieds femelles, à la même époque, ont des conceptacles avec des oogones nombreux, mais qui restent de petite taille sans subir les divisions habituelles. Exceptionnellement et d'une manière très rare un oogone, parmi des centaines d'autres, atteint une taille normale et apparaît cloisonné. Le *Fucus lutarius* de l'île aux Oiseaux dans le bassin d'Arcachon présente donc la particularité d'avoir des réceptacles bien développés, mais dont les organes sexuels avortent. A ce point de vue ce *Fucus* se comporte donc comme le *F. lutarius* de Gujan lequel cependant, jusqu'ici, en diffère par sa nature exclusivement femelle et par l'absence de vésicules. De tout ceci résulte que, même dans une région limitée comme le bassin d'Arca-

chon il est possible d'observer deux formes légèrement différentes du *Fucus lutarius*.

Si l'on se tourne du côté des caractères végétatifs nous voyons, là encore, certaines différences puisque, dans certaines stations, les *F. lutarius* possèdent des aérocystes tandis qu'ils en sont dépourvus ailleurs. Chez le *F. lutarius* de l'île aux Oiseaux, comme l'a noté M. Parriaud, les vésicules apparaissent au printemps, toujours dans la même situation, et il ne s'en forme plus ensuite au cours du développement de sorte que ce

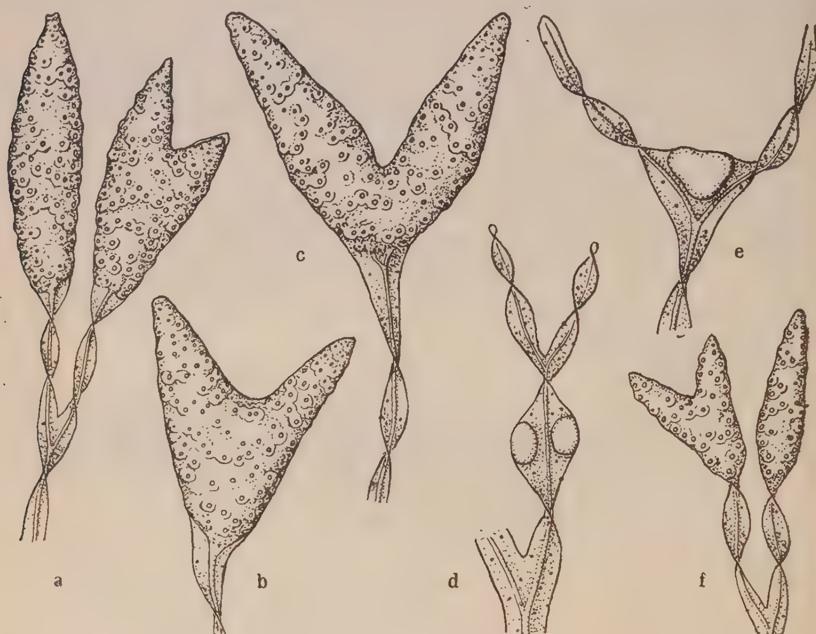


Fig. 4. — *Fucus lutarius* : *a-e*, de l'île aux Oiseaux dans le bassin d'Arcachon, 8 mai 1951 ; *f*, de Gujan-Mestras, 22 avril 1951. × 0,8.

Fucus n'est jamais pourvu, le long de la fronde, de nombreuses vésicules comme c'est le cas du *Fucus vesiculosus* typique. On peut donc se demander si nous n'avons pas affaire à une structure ancestrale en voie de disparition, ce qui confirmerait l'hypothèse d'un *Fucus lutarius* dérivé du *F. vesiculosus*.

Au point de vue des caractères végétatifs, nous remarquerons que les *F. lutarius* de Gujan et de l'île aux Oiseaux d'Arcachon ont des frondes très tortillées. Ce caractère spiralé de la fronde avait valu au *F. lutarius* le nom de *volubilis* chez les

auteurs anglais. Il n'en est pas de même pour les *F. lutarius* récoltés au Cap Coz près de Concarneau dont les frondes sont planes.

En résumé, le *F. lutarius* est une espèce qui semble polymorphe. La présence de vésicules dans certains cas justifie un rapprochement avec le *F. vesiculosus*, de même que la sexualité du type dioïque, dans les exemples où elle est connue. On ne peut pas dire encore, à l'heure actuelle, si les *Fucus* vasicoles dérivent de plusieurs espèces de *Fucus* fixés comme le pensait SAUVAGEAU ou s'ils ont évolué à partir du seul *Fucus vesiculosus* comme le pensent d'autres algologues.

Le *F. lutarius*, sa nature et son origine, posent toujours des problèmes qui ne sont pas résolus. Seule, semble-t-il, l'étude des chromosomes, combinée avec des recherches expérimentales, pourrait nous livrer son secret.

BIBLIOGRAPHIE

Les Mémoires de C. SAUVAGEAU et celui de DAVY de VIRVILLE renferment une bibliographie importante qui n'a pas été reproduite ici.

DANGEARD (P.). — Remarques sur la production d'hybrides entre *Fucus platycarpus* Thuret et *F. ceranoides* Linné. Congrès des Sociétés savantes, Bordeaux, 1939.

DANGEARD (P.) et PARRIAUD (H.). — Sur les espèces de *Fucus* du bassin d'Arcachon. *C. R. Acad. des Sc.*, 1950, **231**, 1198-1200.

DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Les Fucus des côtes de France. *Rev. Scientif.*, 1944, **82**, 421-452.

HAMEL (G.). — Phéophycées de France, 1931-1939.

LAMI (R.). — Le *Fucus lutarius* dans ses stations françaises de la Manche occidentale. Trav. cryptog. dédiés à L. MANGIN, 1931, 361-372.

SAUVAGEAU (C.). — Sur deux *Fucus* récoltés à Arcachon (*F. platycarpus* et *F. lutarius*). *Bull. St. Biol. Arcachon*, 1908, **11**, 65-224.

— A propos de quelques *Fucus* du bassin d'Arcachon. *Ibid.*, 1923, 19-36.

Champignons endophytes de quelques Fougères indigènes et observations relatives à *Ophioglossum vulgatum* L.

par Bernard BOULLARD

Divers auteurs avaient supposé que l'association mycorrhizienne devait être un phénomène assez commun chez les Polypodiacées. Miss RAYNER écrivait en 1927 : « It is probable that endotrophic mycorrhiza occurs more commonly that has been supposed ». CONWAY et ARBUTHNOTT émettaient la même hypothèse en 1949.

C'est grâce à l'heureuse initiative et aux conseils judicieux de M. le Professeur et de Mme F. MOREAU que nous avons pu effectuer les quelques observations que rapportent les pages suivantes. Nous en remercions vivement nos maîtres.

Que M. DOGUET, Assistant de Botanique à la Faculté des Sciences de Caen, soit aussi remercié pour les fréquents services qu'il nous a rendus.

HISTORIQUE

L'étude des endophytes des Polypodiacées n'a fait l'objet que d'un petit nombre de mémoires.

Nous ne connaissons aucun travail relatif aux mycorrhizes du *Polystichum spinulosum*.

Si STAHL (1900) a cherché en vain une association mycorrhizienne chez le *Polystichum Filix-mas*, Miss RAYNER (1927),

(1) Ce travail est un extrait du Mémoire que nous avons présenté en avril 1951 devant la Faculté des Sciences de Caen en vue du Diplôme d'Etudes Supérieures de Sciences Naturelles (Botanique).

puis DOMINIK et TRUSZKOWSKA (1947), ont observé et décrit un tel complexe. La découverte de Miss RAYNER (premier cas où fut signalée l'existence d'un endophyte chez une Polypodiacée) lui a permis de faire la brève description suivante: « The mycelium is concentrated in a single layer of cells in the inner cortex and the mycelium intracellular shows the characteristic features ».

Les études relatives à la présence d'un endophyte chez le *Pteris aquilina* opposent les insuccès de STAHL (1900) et de TAKAMATSU (1930), aux observations favorables de LOHMAN (1927), de Miss MAC LENNAN (1927), de DOMINIK et TRUSZKOWSKA (1947), de CONWAY et ARBUTHNOTT (1949).

Miss MAC LENNAN donne de l'endophyte qu'elle observa la description suivante : « Roots of the Bracken Fern (*Pteridium aquilinum*) when sectionned showed a typical endophytic mycorrhiza. It was noticed that entrance to the root was effected through the root hair, the travelling hyphae carrying the infection horizontally through the outer and middle cortex, while the digestive zone occured only in the endo-cortex. Arbuscules and sporangioles were observed in the endo-cortex in the two or three cortical layers of cells immediatly adjacent to endodermis. »

CONWAY et ARBUTHNOTT reconnaissent l'infection de plusieurs assises de cellules, mais ils ne distinguent pas de zone de digestion. Les hyphes seraient terminés par de petits renflements.

DOMINIK et TRUSZKOWSKA (1947) ont échoué dans leurs recherches d'endophyte chez le *Blechnum spicant* prélevé en dehors de son aire normale de répartition. Cependant, dès 1934, ASAI admettait une infection fongique accidentelle et MAGROU, BOUGET et DOUCHEZ (1941) classent le *Blechnum spicant* parmi les plantes à mycorrhizes intracellulaires.

Chez le *Scolopendrium vulgare* DOMINIK et TRUSZKOWSKA (1947) considèrent l'existence de l'endophyte comme inconstante.

Enfin, le *Polypodium vulgare* n'a livré aucun endophyte à STAHL (1900. PESSIN (1924) rencontra le même insuccès chez le *P. polypodioides* alors que FABER (1925) observa une association chez le *P. Feei*.

A notre connaissance, il n'y a pas eu de tentatives d'isolement de l'endophyte des Fougères et sa détermination n'a pas conduit à une identification sûre. Sans doute a-t-on voulu avancer les noms de *Pythium* ou d'*Endogone* (Peyronel, 1923 ; Biraghi, 1936) et de *Rhizophagus* (Butler, 1939), mais jamais ces appellations n'ont reposé sur les organes de reproduction qui sont indispensables pour une détermination précise.

Récoltes

Le matériel que nous avons observé a été prélevé dans les stations suivantes :

1° au Jardin Botanique de la Faculté des Sciences de Caen ;

2° aux environs d'Athis, département de l'Orne ;

3° dans le bois de Dramard, près de Dives, département du Calvados.

Les prises ont été effectuées à des dates s'échelonnant entre octobre 1950 et février 1951. Les sols des diverses stations étaient de nature humique (Caen), siliceuse (Athis), argileuse (Dives). Le pH de ces trois sols était sensiblement le même, de 5,5 à 6.

Techniques

Nous avons essayé d'observer les tissus après le minimum de traitements. Les échantillons furent parfois fixés à l'aide de fixateurs variés (Bouin, Duboscq, Gilson), mais le plus souvent nous avons examiné le matériel frais ou conservé dans le lacto-phénol. Cette dernière méthode nous a donné de très bons résultats.

Les colorants usuels furent employés : hématoxyline ferrique, carmin acéto-ferrique, bleus divers, soudan III, etc...

La dureté du matériel (cylindre central entouré d'une écorce profonde sclérenchymateuse) rendit les coupes difficiles à exécuter, le mince parenchyme cortical étant réduit à quelques assises peu adhérentes au tissu sous-jacent. Quant aux coupes transversales, elles ne nous offraient que des figures discontinues utilisables seulement pour déterminer l'extension de l'endophyte en profondeur.

L'endophyte du *Polystichum spinulosum* D. C.

Cette Fougère nous a fourni des résultats intéressants.

L'infection. — Les radicelles ainsi que les coiffes des racines brunes âgées nous ont fréquemment montré une infection fongique dans leur partie différenciée.

A l'extérieur de la racine se présentaient parfois des hyphes en tous points semblables à ceux qui avaient pénétré. La pénétration s'effectue toujours par les poils absorbants (Pl. XXIII, fig. 1) ; dans ce cas l'endophyte entre par le sommet du poil et le parcourt dans toute sa longueur. Parfois plusieurs hyphes cheminent côte à côte dans un même poil. Nous avons là un mode d'infection identique à celui qu'ont observé Prat et Gallaud (1905) chez *Ruscus aculeatus* et *Taxus baccata* (voir *P. Filix-mas*). A la base du poil, l'hyphe renflé en un « appressorium » perce alors la paroi, ce qui lui permet de passer dans la première assise corticale (Pl. XXIII, fig. 2). L'envahissement se poursuit en même temps que les hyphes se ramifient, en demeurant toujours intracellulaires. Ils ne trouvent pas d'obstacles avant l'écorce interne ; l'infection s'étend ainsi sur 5 ou 6 assises de cellules.

Le *mycélium.* — Le mycélium, de structure plurinucléée, peut présenter des cloisons. Le calibre de ses hyphes est très variable. Il n'est pas rare qu'il montre des constrictions suivies de renflements ampulliformes ; certaines portions d'hyphes parviennent même à acquérir un aspect en chapelet, comme le font divers Champignons sur des milieux concentrés (M. et Mme F. Moreau, 1938). Ailleurs, des formations latérales piriformes sont abondantes (Pl. XXIII, fig. 3). Nous sommes peut-être en présence d'organes désignés sous le nom de « plasmatoogoses » et caractéristiques des *Pythium*. Enfin, le mycélium prend parfois un aspect en « suçoirs » ou en « palmettes » (Pl. XXIII, fig. 4). Nous n'avons pu relever de formes typiques de digestion. Dans certains cas seulement quelques hyphes montraient des extrémités déformées attribuables à un début

de lyse. Les filaments déjà abondants dans les régions droites deviennent extraordinairement nombreux dans les zones arquées.

Les formations spéciales de l'endophyte. — Si nous n'avons pas rencontré de véritables arbuscules, nous avons découvert des formations qui rappellent à s'y méprendre celles décrites par P. A. Dangeard chez le *Rhizophagus populinus* (1901). Un gros tronc mycélien se ramifie très abondamment sur place et ses ramifications sont si fines qu'on ne réussit plus à distinguer les unes des autres les branches ultimes. On peut se demander si, entre ces ramifications, il subsiste encore du protoplasme de la cellule-hôte. L'observation des tissus voisins non altérés nous permet de penser que ces cellules sont encore bien vivantes.

Les gros troncs donnent encore naissance à des organes sphériques, en nombre variable, jusqu'à 4 ou 5 par cellule, brièvement pédicellés, sans cloison basale, au moins à l'état jeune, et de 25 à 35 μ de diamètre ; nous les appellerons provisoirement des « vésicules » (Pl. XXIII, fig. 5).

Dans un seul cas une « vésicule » occupait une position intercalaire ; il s'agissait sans doute d'une « vésicule » avortée puisqu'elle proliférait en une « vésicule terminale ». Le contenu des « vésicules », d'abord identique à celui des hyphes, s'enrichit bientôt en gouttelettes graisseuses, parfois nombreuses, que colore le soudan III. Plus tard, ces gouttelettes confluent en 3 ou 4 gouttes volumineuses. Finalement, de très nombreuses « vésicules » apparaissent optiquement vides. Qu'est devenu leur contenu figuré ? Aucune perforation de la paroi ne permet de supposer que ce contenu ait été expulsé. Lang (1899) observa le même phénomène dans les « vésicules » que forme l'endophyte du prothalle de *Lycopodium clavatum*. On peut penser que ces « vésicules » sont des organes de réserves et que le Champignon utilise au fur et à mesure de ses besoins les substances qu'il y a emmagasinées. Nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser.

L'étude histologique des parois de ces « vésicules » nous a permis de constater que leur membrane est formée de plusieurs couches concentriques que nous avons nettement mises en évidence par les colorations au Rouge Congo (colorant de la

cellulose) et au Rouge de ruthénium (colorant des composés pectiques) (Pl. XXIII, fig 6, *a* et *b*).

Nous serions tenté de voir dans nos « vésicules » des formes de reproduction de l'endophyte d'après la description que fait Malençon des « azygospores » d'*Endogone* si fréquents dans le sol (cité par R. Ulrich, 1943). D'ailleurs, la taille et la forme des « azygospores » de l'*Endogone* sont celles que nous remarquons ici et la ressemblance s'accentue si l'on signale que, dans un cas favorable (Pl. XXIII, fig. 6) nous avons observé une endoparoi décollée d'une exoparoi. D'autre part la grande résistance aux acides se retrouve également : un bain d'eau de Javel pure de 20 minutes ne modifie en rien l'aspect des « vésicules ».

Une cloison basale peut isoler de son pédicelle une « vésicule » âgée. Mais les observations portant sur l'épaisseur des parois de l'hyphe à la base de la « vésicule » nous permettent de penser que, là encore, l'opinion de Malençon selon laquelle l'intérieur du col du pédicelle portant les « azygospores » pourrait se rétrécir voire même s'obstruer, se trouve réalisée.

Nous dirons avec Gallaud (1905) que les « vésicules » ont un rôle multiple : organes de réserves temporaires, elles peuvent assurer d'autre part la survie du Champignon dans le sol à la mort de la racine. L'abondance des lipides est un caractère d'organes de réserves ; quand ces lipides disparaissent dans les « vésicules » vides âgées, c'est sans doute, que le Champignon les a utilisés ; s'ils demeurent lors de la mort de la racine ils permettent la survie de l'endophyte dans le sol en attendant que la « vésicule » poursuive son évolution dans une nouvelle racine. Les « vésicules » sont très abondantes dans le matériel récolté fin décembre et au début de janvier, donc au moment où vont pourrir les racines.

Noël Bernard ayant isolé et semé des « vésicules » extraites de *Solanum dulcamara* (1911), a observé « nettement la germination de l'une d'elles, démontrant ainsi que les vésicules sont des organes reproducteurs de l'endophyte ». Magrou a vu une « vésicule » de l'endophyte d'*Arum maculatum* entrer en germination en culture artificielle.

Nous ferons donc des « vésicules » de l'endophyte du *P. spinulosum* des formations comparables aux « azygospores » d'*Endogone*. Mais leur rôle serait mixte : organes de réserves

pour le Champignon dans la racine vivante, organes de pérennance du champignon à la mort de la racine.

Il ne nous a été possible qu'une seule fois d'observer dans une « vésicule » des « spore-like bodies » identiques à ceux que Miss Rayner dit avoir vus. En considérant les « vésicules » comme des formes de reproduction, c'est à la reproduction « asexuée » qu'il faut évidemment les rapporter.

Ajoutons que Mason (1928) a signalé, lui aussi, de telles ormations dans les endophytes des plantes de marais salants.

Conclusions. — Il serait hardi de vouloir rattacher l'endophyte du *P. spinulosum* à un groupe étroit de Champignons. Nous espérons que des recherches ultérieures nous livreront des formes de reproduction bien différenciées qui nous permettront de classer cet endophyte dans l'immense tableau des Champignons du sol. Dès maintenant, l'hypothèse *Endogone* n'est pas exclue (cf. les travaux de Peyronel sur les endophytes des Graminées, 1923). Nous admettrons cependant la possibilité d'un endophyte voisin des *Pythium*. Les caractères des « azygospores » le rapprochent peut-être davantage des *Endogone*, mais les renflements piriformes ou « plasmatoogoses » sont assez typiques chez les Pythiacées.

P. spinulosum semble peu affecté par la présence de son endophyte. Toutefois, les zones de courbure de la racine coïncident avec celles de grande abondance des hyphes et les noyaux des cellules envahies montrent un accroissement net de leur diamètre et parfois un dédoublement de leur nucléole.

L'infection est à peu près constante dans les stations étudiées. Les caractères généraux de l'endophyte rappellent ceux des endophytes des *Solanum* que décrit Noël Bernard, et dont les figures sont très semblables (1911). Dans les deux cas on observe :

1° une infection limitée des assises de la racine;
2° des arbuscules à fines ramifications nuageuses;
3° des « vésicules » très semblables;
4° des noyaux cellulaires peu déformés.

L'endophyte du *Polystichum spinulosum* par ses ramifications abondantes, ses « vésicules », sa constance, est bien l'un des constituants d'un « complexe mycorrhizien ».

L'endophyte du *Polystichum Filix-mas* Roth.

L'endophyte que nous avons rencontré nous a semblé différent de celui signalé par Miss Rayner.

L'infection. — Bien que de très nombreuses recherches aient été vaines, nous l'avons observé un certain nombre de fois. Les racines ne sont jamais atteintes près de la coiffe. C'est là le seul guide sûr dans la recherche des zones infectées, le calibre des racines n'étant nullement significatif, Il semble que nous puissions localiser l'endophyte par « plages ». Le mycélium pénètre par les poils absorbants. Il s'enfonce dans l'écorce en s'y ramifiant, mais en demeurant toujours intra-cellulaire. Rapidement son calibre devient irrégulier, à pointes latérales ; son contenu est alors granuleux avec quelques vacuoles (Pl. XXIII, fig. 7). La figure 8, Pl. XXIII, montre le trajet de l'endophyte à travers les premières assises ; une cellule-hôte au maximum d'infection offre l'aspect de la fig. 7, Pl. XXIII. Le mycélium émet quelquefois des branches plus fines, mais ces ramifications n'affectent jamais la forme d'arbuscules.

Les formations spéciales à l'endophyte. — Dans certains cas nous avons relevé l'existence de constrictions en chapelet (Pl. XXIII, fig. 9). Nous avons surtout noté la présence de « vésicules » très semblables à celles du *P. spinulosum* par leur position terminale, leur taille (15 à 20 μ), leur contenu riche en lipides.

Conclusions. — Le développement de l'endophyte du *P. Filix-mas* non en « a single layer of cells » comme le dit Miss Rayner, et la présence de « vésicules » dont elle ne fait pas mention, nous laissent supposer que nous avons observé un endophyte différent du sien.

En marge de notre sujet nous avons examiné l'endophyte du *Taxus baccata* et celui de *Ruscus aculeatus* qui croissaient à proximité de nos échantillons de *P. Filix-mas*. Prat (1926) a décrit l'endophyte du *Taxus baccata* en des termes qui correspondent exactement aux figures que nous avons rencon-

trées. Il existe une ressemblance évidente entre l'endophyte de la Fougère et celui du *Taxus* : le mycélium parcourt le périmètre des cellules-hôtes de la même façon ; d'autre part le calibre des hyphes est irrégulier et ils portent des « vésicules » riches en lipides.

L'endophyte du *Ruscus aculeatus* présente les mêmes caractères.

La réserve que nous avons formulée sur la fréquence de l'infection nous interdit de parler de symbiose. Faut-il donc parler de parasitisme ? Nous ne le croyons pas, car, comme nous venons de le voir, des plantes reconnues par Gallaud et Prat comme plantes « à mycorrhizes » ne présentent, en réponse à l'infection, rien d'essentiellement différent. Nous dirons qu'il s'agit là d'une association fortuite, faute de renseignements plus précis sur l'union des deux organismes.

Notre *Polystichum Filix-mas* « tolère » une infection occasionnelle.

L'endophyte du *Pteris aquilina* L.

Notre matériel recueilli en des stations distantes de plusieurs dizaines de kilomètres a montré le même endophyte avec une grande constance.

L'infection. — Nous n'avons pas observé un seul pied qui ne soit envahi. Toutes les racines ne le montraient pas et, dans une même racine, seules les parties bien différenciées l'abritaient ; néanmoins nous sommes en mesure de dire que le *Pteris aquilina* est une Fougère à endophyte.

La pénétration s'effectue par les poils absorbants. Dans ceux-ci les hyphes d'un calibre assez faible cheminent vers la base du poil sur une grande longueur sans présenter de cloisons. Parvenus au contact de la seconde assise de cellules ils poursuivent leur extension vers l'écorce moyenne en traversant les parois cellulaires sans présenter de caractère spécial. Ils montrent un contenu granuleux, hyalin, riche en vacuoles ; leur diamètre est alors de 4 μ environ. La marche vers le cylindre central cesse dès la 4e ou la 5e assise de cellules (Pl. XXIV, fig. 2). Nous n'avons vu que rarement l'endophyte réussir à perforer les épaisses membranes de la par-

tie interne de l'écorce et il n'y prend jamais une extension notable.

Le mycélium. — Parfois le sommet des hyphes présente le renflement qu'ont signalé CONWAY et ARBUTHNOTT (Pl. XXIV, fig. 3). Leur contenu est apparemment identique à celui d'un hyphe tant que le renflement est petit, mais ultérieurement il se montre optiquement vide sans qu'un orifice laisse supposer une expulsion du contenu (cf. à rapprocher du *Polystichum spinulosum*).

Près de la périphérie de la racine le mycélium acquiert dans divers cas des formes aberrantes (Pl. XXIV, fig. 1) ; nous sommes tenté de voir là des formes identiques à celles que prend un mycélium banal en souffrance sur un milieu qui ne lui convient pas (M. et Mme F. MOREAU, 1939). De nombreuses proéminences latérales, des renflements irréguliers (Pl. XXIV, fig. 4 et 5), un pelotonnement grossier, et d'autres formes capricieuses que peut prendre l'endophyte, confirment les vues qui précèdent.

Nous n'avons pu déceler d'arbuscules ni de sporangioles, contrairement aux observations de Miss Mac LENNAN. Peut-être que le milieu naturel, la date de la récolte, sont des facteurs qui influent sur l'existence de ces organes, si toutefois on admet que l'endophyte que nous avons observé est le même que celui décrit par Miss Mac LENNAN. PEYRONEL a montré qu'en effet, une même plante (une Cupulifère) pouvait avoir 5 ou 6 endophytes.

Les « vésicules ». — Par contre, nous avons rencontré dans les cellules envahies des orgánes sphériques, pédicellés, d'un diamètre de 25 à 35 μ, au contenu granuleux, portés latéralement par les gros troncs mycéliens (Pl. XXIV, fig. 6) Le nom de « vésicules » leur convient, mais ici ce sont des « vésicules » de taille très constante et de forme très régulière, contrairement aux renflements précédemment étudiés dont la forme devient irrégulière lorsque leur taille croît. Leur contenu primitivement dense évolue ; ce sont des formations remarquables que nous avons étudiées avec détail chez le *Polystichum spinulosum* qui en offre de semblables.

Pas plus que Conway et Arbuthnott, nous n'avons pu localiser les « Verdauungszellen ». Comment expliquer cette absence de zone de digestion ? Tout d'abord rappelons que P. A. Dangeard voyait dans la « phagocytose » (terme qu'il appliqua le premier au règne végétal) le moyen par lequel une plante limite le développement de l'endophyte dont l'abondance excessive lui serait fatale. Supposons maintenant que le mycélium dont nous avons décrit les formes tourmentées, les constrictions fréquentes, le calibre irrégulier, (manifestations dues vraisemblablement à un antagonisme) ait une croissance lente, la racine du *Pteris* peut s'allonger, s'épaissir avant que le mycélium ait pris une extension excessive ; la Fougère déjà forte ne souffrira plus guère des attaques du Champignon ; elle ne sera pas rendue « malade » par cette « infection » modérée et par suite, elle n'aura pas besoin de digérer son endophyte ; elle vivra en harmonie avec lui. Dans ces conditions, le Champignon, même s'il n'est pas utile, n'atteint jamais le stade limite au-delà duquel la plante use de son pouvoir de « phagocytose ».

Nous sommes en présence d'un organisme auquel nous prêtons tantôt des intentions de parasiter la plante-hôte, tantôt de lui rendre éventuellement service. Quelle valeur accorder à ce complexe ? Nous proposons de voir là un de ces cas d'équilibre entre l'infection et la tolérance de la plante ; apparemment tout au moins, la Fougère ne souffre pas, pourvu que la progression du Champignon ne soit pas trop rapide.

Le rhizome. — Quelques coupes effectuées dans le rhizome nous ont permis de nous assurer de sa grande richesse en amidon (coloré par l'eau iodée). Un examen attentif des plages duveteuses qui le recouvrent extérieurement nous a montré à plusieurs reprises dans les poils de ce duvet des hyphes mycéliens. Plusieurs fois les cellules du parenchyme cortical du rhizome nous ont révélé un mycélium intracellulaire de fin calibre et ramifié. Ces cellules semblaient peu riches en amidon ou même en étaient dépourvues.

C'est à une association du même type que P. A. Dangeard (1891), dans son étude du *Tmesipteris*, a donné le nom de « mycorrhizome ». Chez *Pteris aquilina*, Miss Rayner (cité par Kelley, 1950) a déjà vu des « mycorrhizomes ».

Conclusions. — Nous reconnaissons la ressemblance entre notre endophyte des *Pteris* normands et ceux des landes d'Ecosse qu'observèrent CONWAY et ARRBUTHNOTT (1919). Il n'est nullement impossible que Miss RAYNER ait observé un endophyte différent du nôtre.

L'endophyte du *Blechnum spicant* Roth

C'est avec assez de constance que nous avons rencontré chez cette Fougère des productions que nous attribuons à un Champignon endophyte ; elles se sont révélées nombreuses dans la première station (Caen).

L'infection. — Les racines sont envahies en des points non différenciés en « cellules de passage ». Le mycélium s'enfonce peu comme le montre la figure 7 de la Planche XXIV. Dans quelques cas nous avons observé un hyphe longeant la paroi interne de la cellule-hôte contre laquelle il s'appliquait étroitement. Néanmoins nous croyons que le Champignon est le plus souvent intercellulaire (Pl. XXIV, fig. 10). Des suçoirs caractéristiques (Pl. XXIV, fig. 8, *a*, *b*, *c*, *d*) jalonnent de part et d'autre chaque cloison cellulaire. La figure 10 de la Planche II met en évidence l'hyphe intercellulaire reliant entre eux les suçoirs.

Le mycélium. — Ces hyphes s'observent après éclaircissement des coupes à l'eau de Javel et coloration au bleu coton lactique. Ils se montrent d'assez fort calibre et ne présentent pas de cloisons. Leur diamètre est régulier. Parfois un hyphe intracellulaire traverse une paroi, il s'entoure alors d'une gaine de part et d'autre de la membrane qu'il vient de traverser (Pl. XXIV, fig. 9). Bien que la forte coloration de la plante-hôte masque la couleur propre du mycélium, nous admettons que celui-ci est jaunâtre.

Les suçoirs. — Les filaments mycéliens forment des digitations nombreuses, des suçoirs qui donnent à la cellule vue de face un aspect caractéristique identique à celui de la figure 11, Planche XXIV, relative à *Scolopendrium vulgare* dont nous parlerons ultérieurement.

Ces suçoirs sont courts, trapus, nombreux, perpendiculaires à la paroi de la cellule qu'ils jalonnent. Ils proviennent d'un hyphe intercellulaire. Ils sont très abondants dans les 3e et 4e assises de cellules de l'écorce externe. Leur structure est identique à celle que Mangin (1895) attribue aux suçoirs des Péronosporacées et à celle qu'indique Kelley (1950) chez diverses plantes à mycorrhizes. Leur base est très largement reliée à la paroi de la cellule-hôte sans discontinuité de sorte que la membrane de la cellule-hôte se continue par un « wall-tubule » (Kelley, 1950), qui entoure le suçoir ; seule, l'extrémité libre plus étroite et arrondie est dépourvue de cette gaine (assimilable aux « Röhrentüpfel » des auteurs allemands). Son contenu hyalin et sa paroi mince contrastent avec la base massive et brune (Pl. XXIV, fig. 8, *a*, *b*, *d*). Sur les coupes éclaircies un étroit canal demeure observable au milieu du suçoir (Pl. XXIV, fig. 8 *c*). Quelle que soit la longueur de l'organe un « wall-tubule » l'entoure à l'exclusion du petit bouton hyalin terminal ; ce fait laisse penser, comme le suggèrent Mangin (1895), puis Kelley (1950) que la gaine progresse au fur et à mesure de la croissance du suçoir, réduisant ainsi la surface de contact entre le Champignon et le protoplasme de l'hôte. De cette manière la Fougère met un obstacle à un détournement trop important de substances de réserves par le Champignon.

Outre ces formations, signalons que nous avons rencontré une fois une terminaison renflée, hyaline, sphérique, à paroi mince.

Conclusions. — Les caractères de cet endophyte : mycélium le plus souvent intercellulaire (contrairement aux observations de Magrou, Bouget et Douchez (1941), suçoirs très abondants, de structure typique, permettent de supposer qu'il pourrait s'agir d'un Champignon voisin des Péronosporacées. Nous doutons de l'utilité de l'association et nous pensons qu'il peut s'agir d'un cas intermédiaire entre le parasitisme et l'association durable. Le Champignon, s'il est parasite, est continuellement tenu en respect par la plante au moyen de la différenciation d'une gaine autour de ses suçoirs. Son extension est limitée aux toutes premières assises de la racine. Toutefois sa présence est assez constante. S'il ne se présente

pas avec les caractères habituels d'un endophyte, il mérite par sa constance d'être considéré comme l'un des membres d'une association du type « mycorrhizien ».

L'endophyte du *Scolopendrium officinale* Kuhn

Notre matériel a été récolté au Bois de Dramard.

L'infection. — L'appareil radical de *S. officinale* est assez développé et les zones proches de la coiffe sont indemnes. Dans plusieurs poils absorbants progressent des hyphes, c'est selon nous la voie d'entrée de l'endophyte. Jamais les hyphes intracellulaires ne dépassent les premières assises, c'est du reste avec une certaine difficulté que nous avons établi le caractère intracellulaire de plusieurs d'entre eux.

Le mycélium. — Le mycélium a 6 à 8 μ de diamètre, parfois cependant son calibre s'abaisse à 4 ou 5 μ ; il est ordinairement asepté, mais il nous est arrivé d'y découvrir quelques cloisons. Teinté de brun, ce mycélium n'est pas très abondant et il s'applique contre les parois cellulaires.

Nous avons décelé d'une façon régulière des suçoirs courts et trapus, dont les caractères sont ceux des suçoirs que nous avons rencontrés chez le *Blechnum* : la membrane de la cellule-hôte semblait en continuité avec le manchon qui recouvre la plus grande partie des suçoirs ; leur extrémité distale entre en contact avec le protoplasme de la cellule-hôte par une membrane mince laissant voir un contenu granuleux. L'abondance de tels suçoirs dans certaines cellules donne à la coupe un aspect caractéristique (Pl. XXIV, fig. 11).

Conclusions. — Le pourcentage des cas d'infection est de loin le plus faible de tous ceux envisagés ici. Nous attachons néanmoins quelque importance à la présence, fut-elle inconstante, d'un endophyte qui rappelle celui du *Blechnum spicant*. Pas plus que chez ce dernier nous n'avons le droit de parler de symbiose pour une association aussi inconstante. Nous proposons de voir là un nouveau cas de « complexe accidentel », intermédiaire entre une maladie d'origine parasitaire et l'association symbiotique.

Examen de racines de *Polypodium vulgare* L.

Nos recherches concernant le *Polypodium vulgare* ne nous ont en aucun cas permis de relever la présence d'un endophyte. Nous pourrions nous étonner qu'une Fougère aussi commune, vivant dans des stations très voisines de celles d'où provenaient les autres Polypodiacées ne nous ait pas livré d'endophyte. Nous suggérerons que dans ce cas la plante peut être capable d'une réaction extrêmement brutale s'opposant à toute pénétration. Une « immunité acquise » n'est pas une hypothèse déraisonnable.

Observations relatives à l'*Ophioglossum vulgatum* L.

Les travaux concernant l'endophyte des Ophioglossacées sont très nombreux : des études importantes concernant l'infection fongique des prothalles et des racines des sporophytes sont dues en particulier à Russow (1872), Janse (1899), Bruchman (1904), Bower (1904), Campbell (1907). Nos observations sur ce point concordent le plus souvent avec celles des auteurs. Nous indiquerons seulement ici quelques remarques.

La recherche de l'*O. vulgatum* dans la nature a été vaine au cours de nos excursions en Basse-Normandie. Six des stations mentionnées dans les flores régionales anciennes ou récentes ne nous ont rien donné. De petite taille et, paraît-il, dissimulé dans l'herbe haute, il a pu échapper à nos recherches. Néanmoins nous le considérerons comme rare, dans la région normande en dépit de son nom. Nous avons prélevé des échantillons au Jardin Botanique de Caen où l'Ophioglosse existe depuis longtemps.

Le Champignon pénètre en franchissant directement les 2 ou 3 premières assises de cellules sans en longer les parois ; il est nettement intracellulaire. Rarement nous avons vu le mycélium s'appliquer sur les membranes de l'hôte. Nos observations diffèrent en cela de celles de Gallaud (1905), qui déclare : « l'endophyte traverse rarement d'une face à l'autre mais semble longer la paroi de la cellule-hôte », et de celles

de Russow (1872) qui croyait que le mycélium était intercellulaire.

Ce mycélium possède des noyaux souvent disposés par paires. Une telle disposition se retrouve chez l'endophyte du *Juniperus* (Lihnell ; 1950).

Nous n'avons pas rencontré de « vésicules ».

La rareté des stations d'*Ophioglossum vulgatum* et la faible extension de cette plante constrastent avec la grande abondance des spores que produit chaque sporophyte. On peut en déduire que la plupart des spores émises ne germent pas. Cela nous a conduit à tenter d'obtenir des germinations en laboratoire.

Nous avons employé les milieux suivants :

1° Knop gélosé rendu hypertonique par addition de glucose ou de glycérine.

2° Knudson (milieu convenant aux germinations des graines d'Orchidées.)

3° Knop liquide enrichi par macération de pulpe de pomme ou de grains de raisin, ou par addition d'urine filtrée sur bougie ou d'acide ascorbique.

4° Terre prélevée au pied des sporophytes, non stérilisée.

Ces divers milieux furent ensemencés de spores d'*O. vulgatum* et placés les uns à la lumière, les autres à l'obscurité. Malgré la diversité des conditions nous n'avons obtenu aucune germination.

Des essais d'isolement de l'endophyte afin de le mettre en présence des spores sont également demeurés vains.

Nous nous proposons de reconsidérer ultérieurement la question.

Résumé

En résumé, la présence des endophytes s'est révélée très générale chez les Fougères que nous avons étudiées, à l'exception du *Polypodium vulgare*.

Le *Polystichum spinulosum* nous a révélé l'existence d'un endophyte bien développé dans ses racines. Les hyphes sont plus nombreux dans les parties arquées de la racine.

Ses « vésicules », conformément à l'opinion de Miss Rayner, doivent avoir la valeur de « kystes » chargés de réserves, capables d'assurer la survie du Champignon à la mort de la racine.

Cet endophyte paraît voisin des *Endogone* ou des *Pythium* (c'est à un *Endogone* que Peyronel attribue la formation des mycorrhizes chez les Graminées). Il est également possible qu'il se range près des endophytes de *Solanum* étudiés par N. Bernard.

Un endophyte assez fréquent dans les racines du *Polystichum Filix-mas* semble voisin de celui du *P. spinulosum*, ainsi que des endophytes du *Taxus* et du *Ruscus*, s'il ne leur est pas identique.

L'endophyte de notre *Pteris aquilina* paraît différent de celui observé par Miss Mac Lennan. Nous pensons avoir affaire au même organisme que celui décrit par Conway et Arbuthnott. L'infection est assez constante.

Le mycelium offre des hypertrophies très semblables à celles que prennent beaucoup de Champignons sur des milieux hypertoniques ou nocifs. Les formations spéciales à l'endophyte du *Pteris* se limitent à des « vésicules ». Nous n'avons pas relevé dans les racines de zone de phagocytose.

Des observations plus nombreuses nous renseigneront peut-être sur la fréquence des « mycorrhizomes » de la même Fougère.

Les endophytes de ces trois Polypodiacées sont du même type : le type « endogonal, » que caractérisent un mycélium continu et des « vésicules » à rôle multiple : organes de réserves, de pérennance, de multiplication.

Le *Blechnum spicant* nous a livré un endophyte d'un type différent que nous appellerons le « type péronosporéen ». Il est caractérisé par un mycélium continu, intercellulaire, et surtout par des suçoirs caractéristiques ; ces organes rappellent ceux décrits par Mangin (1895) et par divers auteurs (cf. Kelley, 1950).

Le *Scolopendrium vulgare* héberge également, mais d'une façon très inconstante, un Champignon du type « péronosporéen ».

Les racines du *Polypodium vulgare* ne nous ont montré au-

cun organe fongique. Nous les considérons comme indemnes d'endophyte. Nous ne repoussons pas cependant la possibilité d'une rapide phagocytose des hyphes envahisseurs.

A quelques détails près, l'endophyte d'*Ophioglossum vulgatum* répond aux descriptions antérieurement données par les auteurs. Des essais de germination de spores de cette Fougère sont demeurés infructueux, ainsi que des tentatives d'isolement de l'endophyte.

Conclusions

Asai (1934) considérait que toutes les Fougères du Japon, sauf les Fougères aquatiques, contractaient une union avec des organismes fongiques.

Miss Rayner (1927), Conway et Arbuthnott (1949) soupçonnaient également chez les Fougères la grande généralité des associations mycorrhiziennes. Cette présomption semble justifiée, bien que du fait de l'inconstance éventuelle de l'association nous ne puissions parler de « mycorrhizes » au sens de Harley (1950) ; « a proved example of mutually beneficial symbiosis ».

D'une manière générale, la présence d'un endophyte paraît très fréquente chez les végétaux : Janse (1897) releva 69 associations sur 75 espèces javanaises étudiées, Asai (1934) observant 134 familles de plantes japonaises trouva 110 fois un endophyte. Ces infections si communes sont dues sans doute à l'abondance inouïe des Champignons du sol, au point qu'une même plante peut s'associer à plusieurs endophytes : Dominik (1949) reconnaît en effet la multiplicité des endophytes chez les Mélèzes.

Des questions de chimiotropisme, de pression osmotique, entrent certainement en jeu dans le déterminisme de la formation de ces associations.

Leur intérêt est très grand ; chaque jour les arguments reliant le caractère plante « vivace » au caractère plante « à endophyte » se font plus nombreux. Magrou dégagea de ses nombreuses observations des faits assez probants sur la solidité de cette théorie. Nos observations sont une confirmation des idées de Magrou. Nous aimerions savoir quelle est la

valeur réelle des complexes « endophyte-hôte » encore mal connus au point de vue biologique. L'endophyte se comporte en « saprophyte interne » selon Gallaud (1905) et en « parasite interne » selon Miss Rayner (1927). Nous pensons que Garrett (1950) a fort bien vu les nuances de l'association mycorrhizienne en écrivant : « Between the soil saprophytes and the mycorrhizal fungi there exist many intermediate types with a corresponding variety of parasitic habit ».

BIBLIOGRAPHIE

Asai (T.). — Ueber das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. *Mit. aus dem Bot. Labor. d. fünften Höheren Schule zu Kumamoto*, 1934.

Bernard (N.). — Sur les tuberculisations précoces des végétaux. *C. R. Ac. des Sc.*, **131**, 1900, p. 626-629.

— Recherches expérimentales sur les Orchidées. *Rev. Gén. de Bot.*, **16**, 1904, p. 405-451 et 458-476.

— Les mycorrhizes des *Solanum*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9e série, **14**, 1911, p. 235-258.

Biraghi (A.). — Ricerche sulla microflora radicicola del grano. *Boll. d. Staz. di Patol. Veg.*, XVI, N. S., 1936.

Björkman (E.). — The ecological signifiance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest-trees. *Svensk. Botanisk Tidskrift*, **43**, 1950, p. 2-3.

Bower (F. C.). — *Ophioglossum simplex* Ridley. *Ann. of Bot.*, **18**, 1904, p. 205-216.

Bruchman (H.). — Ueber das Prothallium und die Keimpflanze von *Ophioglossum vulgatum* L. *Bot. Zeit.*, **62**, 1904, p. 227-247.

Burgeff (H.). — Mycorrhiza. Manual of Pteridology. The Hague, 1938, p. 159-191.

Burges (A.). — On the signifiance of mycorrhiza. *The New Phytologist*, **35**, 1936, p. 117-131.

Butler (E. J.). — The occurence and systematic position of arbuscular-vesicular type of mycorrhizal fungi. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, XXII, part III et IV, 1939, p. 274-301.

Campbell (D. H.). — Germinations of spores of *Ophioglossum*. *Ann. of Bot.*, **XX**, 1906, p. 321.

— Mosses and Ferns. London, 1904.

Conway et Arbuthnott (M.). — Occurence of endotrophic mycorrhiza in the roots of *Pteridium aquilinum* Kuhn. *Nature*, G. B., 1949, no **4146**, p. 609-610.

Dangeard (P. A.). — Note sur les mycorrhizes endotrophiques. *Le Botaniste*, 2e série, 1891, p. 223-228.

— Le *Rhizophagus populinus* Dangeard. *Le Botaniste*, 7e série, 1901, p. 284-287.

Dominik (T.). — Le Mélèze dans les forêts de Czerniejewo et la dynamique du développement des mycorrhizes. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, **XX**, 1949.

Dominik et Truszkowska (W.). — Pryczynek do znajomosci mykorhizy u nie ktorych paproci. Contribution à l'étude des mycorrhizes de quelques Fougères. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, I, 1947, p. 45-63.

Gallaud (I.). — Etude sur les mycorrhizes endotrophes. *Rev. Gen. de Bot.*, **17**, 1905, p. 5-48 et seq.

Garrett (S. D.). — Ecology of the root inhabiting fungi. *Biological Rewiews*, **25**, 1950, p. 220-254.

Harley (J. L.). — Recent progress in the study of endotrophic mycorrhiza. *The New Phytologist*, **49**, 2, 1950, p. 213-243.

Janse (J. M.). — Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. *Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg*, **14**, 1897, p. 53-201.

Kelley (A. P.). — Mycotrophy in plants. Waltham Mass, U. S. A., 1950.

Lihnell (D.). — Untersuchungen über die Mycorrhizen und die Wurzelpilze von *Juniperus communis*. *Symbolae Botanicae Upsaliensis*, III, 3, 1939, p. 1-141.

Mac Lennan (Miss). — Note non publiée citée par Miss Rayner dans *The New Phytologist*, **26**, 1927, p. 43.

Magrou (J.). — Symbiose et tubérisation. *Ann. Sc. Nat.*, 10e série, **3**, 1921, p. 181-272.

— La symbiose chez les plantes supérieures. *Rev. Gen. de Bot.*, **40**, 1928, p. 45, 111, 174, 252.

— Sur le rôle trophique des mycorrhizes endotrophes. *C. R. Ac. des Sc., Paris*, **219**, 1944, p. 519-521.

Magrou (J.), Bouget (J.) et Douchez (Y.). — Sur l'origine des mycorrhizes des pommes de terre cultivées en montagne. *C. R. Soc. Biol. de France*, **135**, 1941, p. 226.

Malençon (G.). — Etudes dé parasitisme myco-pathologique. *Rev. de Mycol.*, **7**, 1942, p. 27-52.

Mangin (L.). — Recherches sur les Péronosporées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 1895, p. 55-108.

Mason (E.). — Note on the presence of mycorrhiza in the roots of Salt-Marsh Plants. *The New Phytologist*, **27**, 1928, p. 193-195.

Moreau (F. et Mme). — Recherches sur les Saprolégniées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, I, 1939, p. 221-332.

Pessin (J.). — A physiological and anatomical study of the leaves of *Polypodium polypodioides*. *Amer. Journ. of Bot.*, **XI**, 6, 1924, p. 370-381.

Peyronel (B.). — Fructification de l'endophyte à arbuscules et à vésicules des mycorhizes endotrophes. *Bull. Soc. Myc. de France*, **XXXIX**, 1923, p. 119-126.

PRAT (H.). — Etude des mycorhizes du *Taxus baccata*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10e série, **8**, 1926, p. 141-163.

RAYNER (Miss C.). — Recent development in the study of endotrophic mycorrhiza. *The New Phytologist*, **XV**, 1916, p. 161.

— Mycorrhiza. *The New Phytologist*, **26**, 1927, 246 p.

RUSSOW (W.). — Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. *Mem. Acad. Imp. Sc. Saint-Pétersbourg*, 1872.

STAHL (E.). — Der Sinn der Mycorrhizenbildung. *Jahr. für Wiss. Bot.*, **34**, 1900, p. 539-668.

PLANCHE XXIII

Polystichum spinulosum D. C.

ig. 1. — Coupe longitudinale mettant en évidence la pénétration par les poils absorbants. Les signes + indiquent les endroits où nous avons observé l'endophyte. Gr. 50.

Fig. 2. — Hyphe renflé à la base en un « appressorium » au passage de la paroi interne de l'assise pilifère. Gr. 350.

Fig. 3. — Déformations piriformes des hyphes. Gr. 930.

Fig. 4. — Ramifications latérales en « palmettes ». Gr. 350.

Fig. 5. — Cellules-hôtes renfermant des « vésicules » pédicellées, intracellulaires *v*, hyphes fongiques *h*, noyaux des cellules-hôtes *n*, assise périphérique *ap*.

Fig.6. — *a*) Parois interne et externe d'une vésicule en contact.
b) Paroi interne décollée de la paroi externe de la vésicule. Gr. 930.

Polystichum Filix-mas Roth.

Fig. 7. — Aspect caractéristique d'une cellule envahie. Gr. 800

Fig. 8. — Trajet de l'endophyte à travers les premières assises de l'écorce.

Fig. 9. — Hyphe irrégulièrement renflé. Gr. 430.

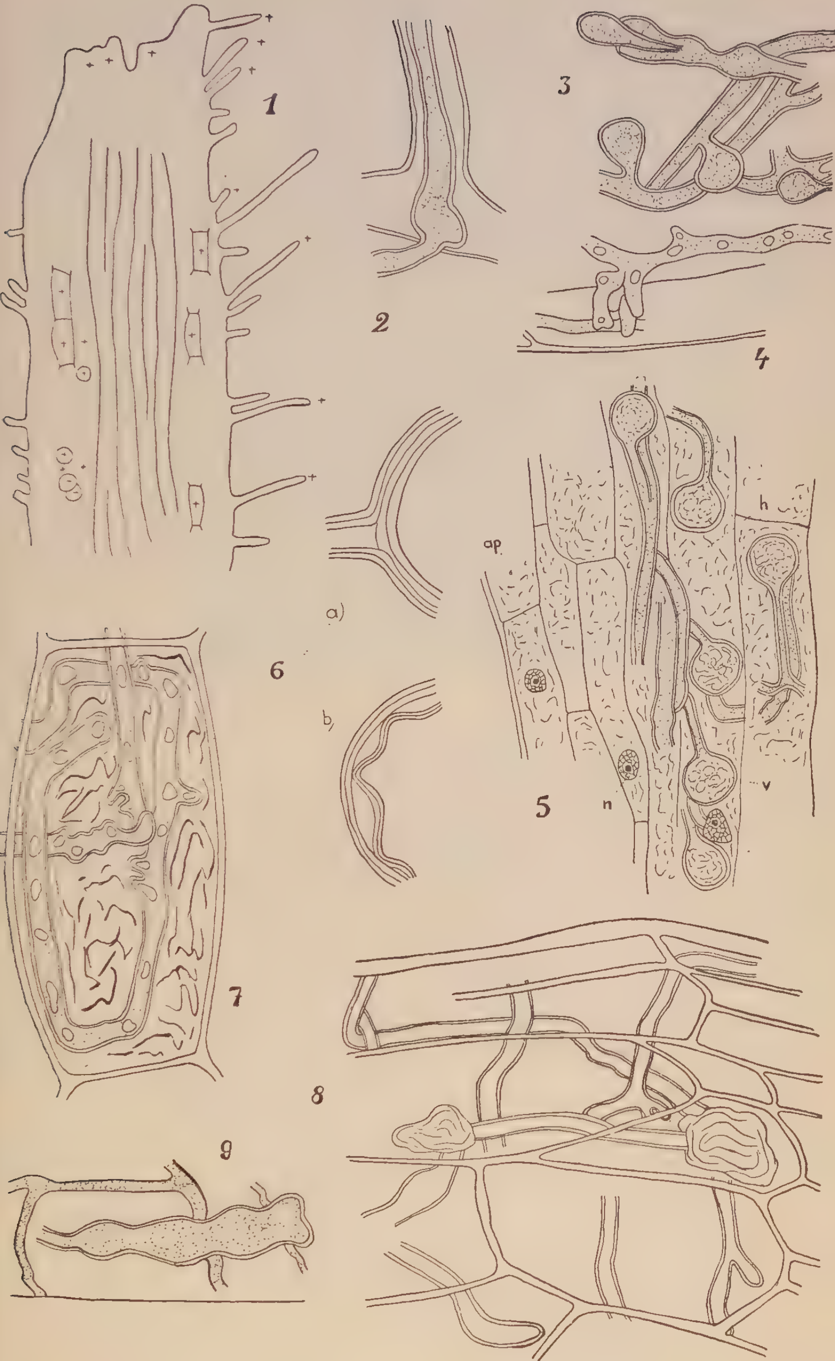

1
2
3
4
5
6
7
8
9
a)
b)
ap.
h
n
v

PLANCHE XXIV

Pteris aquilina L.

Fig. 1. — Irrégularités mycéliennes périphériques. Gr. 215.

Fig. 2. — Coupe transversale montrant l'extension de l'infection fongique.

Fig. 3. — Hyphe dont l'apex est renflé. Gr. 930.

Fig. 4. — Renflements vésiculeux intracellulaires. Gr. 350.

Fig. 5. — Nombreux renflements intracellulaires. Gr. 350.

Fig. 6. — Formations vésiculeuses sphériques rappelant celles de la figure 5, Planche I, relative à l'endophyte du *P. spinulosum.*

Blechnum spicant Roth.

Fig. 7. — Coupe transversale montrant l'extension de l'endophyte en profondeur. Les cellules envahies sont signalées par le signe +.

Fig. 8. — Divers aspects de suçoirs. Gr. 930.

Fig. 9. — Passage d'un hyphe au travers d'une paroi cellulaire. *m*, membrane de la cellule-hôte ; *g*, gaine ; *h*, hyphe.

Fig. 10. — Mycélium intercellulaire *n* donnant naissance à des suçoirs *s* qu'entoure une gaine basale *g*. Parois des cellules-hôtes *p*. Gr. 930.

Scolopendrium vulgare Symons.

Fig. 11. — Aspect ponctué d'une cellule-hôte dû au développement de suçoirs sur les diverses parois de la cellule. Gr. 350.

Ophioglossum vulgatum L.

Fig. 12. — Hyphes colorés par l'hématoxyline-éosine à noyaux groupés par paires. Gr. 450.

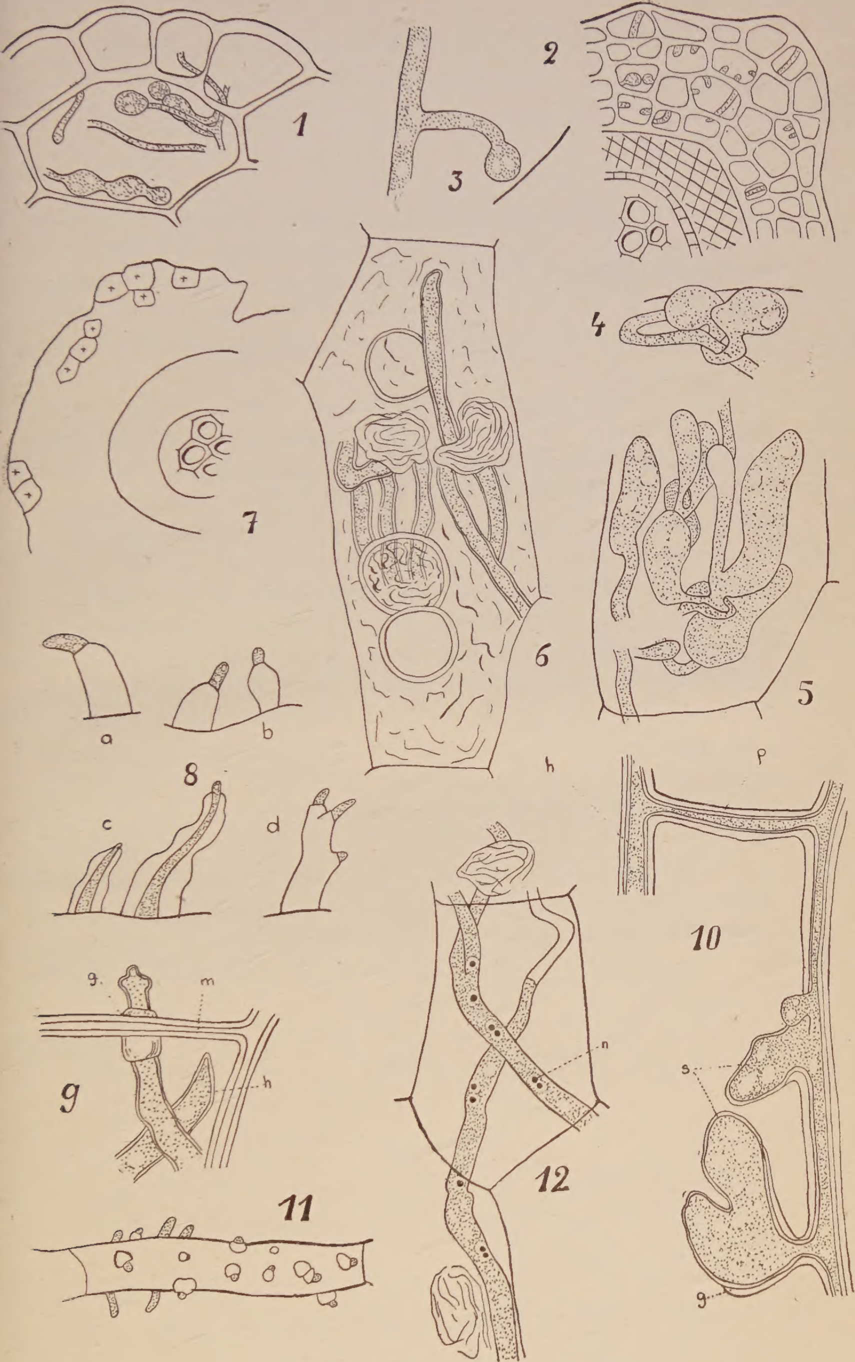

1
2
3
4
5
6
7
8
a
b
c
d
9
g
m
h
10
p
s
g
11
12
n
h

TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME XXXV DU *BOTANISTE*

Le Gérant : P. Dangeard.

---

592. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 10-51